



ulm university universität  
**uulm**

INSTITUT FÜR SYSTEMATISCHE BOTANIK UND ÖKOLOGIE  
UNIVERSITÄT ULM

DIE KORMOPHYTEN  
MORPHOLOGIE DER ACHSE  
ANATOMIE DER ACHSE  
MORPHOLOGIE DES BLATTES  
ANATOMIE DES BLATTES  
MORPHOLOGIE DER WURZEL  
ANATOMIE DER WURZEL  
KORMUSANPASSUNGEN  
ERNÄHRUNGSSPEZIALISTEN  
BLÜTENSTÄNDE  
DIE BLÜTE  
DER SAME  
DIE FRUCHT

JÜRGEN R. HOPPE  
WS 1988 | 1993 | 1995 | 2001-2017



MORPHOLOGIE UND ANATOMIE DER HÖHEREN PFLANZEN  
**ALLGEMEINE BOTANIK**

Version 2.1.2

04.01.2013

Korrektur und neue deutsche Rechtschreibung von Tobias Höss

# Inhalt

1	Der Kormus / Die Kormophyten.....	1-1
1.1	Die Stellung der Kormophyten im System der Pflanzen .....	1-1
1.2	Die Entstehung des Kormus .....	1-1
1.2.1	Enationstheorie.....	1-1
1.2.2	Telomtheorie.....	1-2
1.3	Evolution der Kormophyten.....	1-2
2	Morphologie der Achse .....	2-1
2.1	Der Embryo.....	2-1
2.2	Keimpflanze .....	2-1
2.2.1	epigäische Keimung .....	2-1
2.2.2	hypogäische Keimung.....	2-1
2.3	Internodienstreckung und Wuchsform.....	2-2
2.3.1	Rosettensprosse.....	2-2
2.3.2	Zwiebelsprosse.....	2-3
2.3.3	orthotrope Sprossknollen .....	2-3
2.3.4	Sprossrübe .....	2-4
2.3.5	Hypokotylknolle.....	2-5
2.3.6	Windesprosse.....	2-5
2.4	Die Verzweigung der Achse.....	2-6
2.4.1	dichotom (gabelig) .....	2-6
2.4.2	seitlich .....	2-6
2.4.3	Beisprosse.....	2-7
2.4.4	Zusatzsprosse .....	2-7
2.4.5	Adventivsprosse .....	2-8
2.5	Seitensprossbildung und Wuchsform.....	2-8
2.5.1	Anordnung der Seitensprosse.....	2-8
2.5.2	Bäume .....	2-9
2.5.3	Sträucher .....	2-9
2.5.4	Stauden .....	2-9
2.5.5	Langtrieb/Kurztrieb-Organisation .....	2-10
2.5.6	Ausläufersprosse .....	2-10
2.5.7	Rhizomsprosse.....	2-12
2.5.8	Rankensprosse.....	2-12
2.5.9	Kurztriebdornen .....	2-13
2.5.10	Flachssprosse s.l. (Kladodien) .....	2-13
2.5.11	Bulbillen .....	2-14

2.6	Stichworte .....	2-15
3	Anatomie der Achse .....	3-1
3.1	Der Primäre Bau .....	3-1
3.1.1	Bildungsgewebe (= Meristeme).....	3-1
3.1.2	Die Epidermis .....	3-7
3.1.3	Das Grundgewebe .....	3-11
3.1.4	Interne Sekretionseinrichtungen .....	3-15
3.1.5	Das Leitgewebe .....	3-19
3.2	Der Sekundäre Bau .....	3-25
3.2.1	Das Kambium .....	3-25
3.2.2	Das Holz .....	3-26
3.2.3	Tracheiden.....	3-26
3.2.4	Der Bast.....	3-35
3.2.5	Das Periderm.....	3-38
3.2.6	Die Borke.....	3-39
3.2.7	Anormales sekundäres Dickenwachstum.....	3-40
3.2.8	Dickenwachstum der Monokotyledonen.....	3-41
4	Morphologie des Blattes.....	4-1
4.1	Terminologie .....	4-1
4.1.1	Gliederung .....	4-1
4.1.2	Blattformen .....	4-2
4.1.3	Anisophyllie .....	4-3
4.1.4	Heterophyllie.....	4-3
4.2	Blattstellung .....	4-4
4.2.1	wirtelig und gegenständig .....	4-4
4.2.2	wechselständig .....	4-4
4.3	Blattranken .....	4-5
4.4	Blattdornen .....	4-6
5	Anatomie des Blattes .....	5-1
5.1	Ausgliederung.....	5-1
5.2	Spreitenentwicklung.....	5-2
5.3	Fiederung .....	5-2
5.3.1	Dikotylientyp .....	5-2
5.3.2	Monokotylientyp.....	5-3
5.4	Peltationen.....	5-3
5.5	Die Gewebe .....	5-4

5.5.1	Epidermis.....	5-4
5.5.2	Mesophyll .....	5-8
5.5.3	Festigungsgewebe.....	5-9
5.5.4	Leitgewebe .....	5-11
6	Morphologie der Wurzel .....	6-1
6.1	Radikation (Bewurzelungstypen).....	6-1
6.2	Wurzelsysteme .....	6-2
6.3	Die Hauptwurzel .....	6-2
6.3.1	Pfahlwurzeln .....	6-2
6.3.2	Rüben.....	6-2
6.4	Sprossbürtige Wurzeln.....	6-3
6.4.1	Wurzelknollen .....	6-3
6.5	Adventivwurzeln.....	6-4
6.6	Wurzeln mit besonderer Funktion .....	6-4
6.6.1	Zugwurzeln .....	6-4
6.6.2	Haft- und Rankenwurzeln .....	6-4
6.6.3	Stelzwurzeln .....	6-5
6.6.4	Atemwurzeln.....	6-5
6.6.5	Assimilationswurzeln.....	6-6
6.6.6	Sprossbildende Wurzeln .....	6-6
6.6.7	Wurzeldornen .....	6-6
7	Anatomie der Wurzel.....	7-7
7.1	Bildungsgewebe .....	7-7
7.1.1	Scheitelzellen .....	7-7
7.1.2	Geschlossene Scheitel .....	7-7
7.1.3	Offene Scheitel .....	7-8
7.1.4	Primäres Wachstum.....	7-9
7.2	Primäre Gewebe .....	7-9
7.2.1	Kalyptra .....	7-9
7.2.2	Rhizodermis.....	7-9
7.2.3	Rinde .....	7-11
7.2.4	Zentralzylinder .....	7-12
7.2.5	Seitenwurzelbildung.....	7-14
7.3	Sekundärer Bau.....	7-14
7.3.1	Kambiumbildung .....	7-14
7.3.2	Das sekundäre Gewebe .....	7-14
8	Kormusanpassungen („Ökomorphologie“). .....	8-1

8.1	Hydrophyten (Wasserpflanzen).....	8-1
8.2	Hygrophyten (Feuchtpflanzen).....	8-2
8.3	Xerophyten .....	8-3
8.3.1	Schutz vor Wasserverlust .....	8-3
8.3.2	Wasserspeicherung .....	8-5
8.4	Wuchs- und Lebensformen (Überdauerungsformen) .....	8-7
8.4.1	Holzpflanzen (Phanerophyten= Luftpflanzen) .....	8-7
8.4.2	Halbsträucher .....	8-8
8.4.3	Stauden .....	8-8
8.5	Epiphyten.....	8-9
9	Ernährungsspezialisten .....	9-1
9.1	Bakterien .....	9-1
9.1.1	Bakterienknöllchen .....	9-1
9.1.2	Bakterien in Blättern .....	9-1
9.2	Mycorrhizapflanzen.....	9-1
9.2.1	VA-Mycorrhiza (vesikulär-arbuskulär-Mycorrhiza).....	9-2
9.2.2	Ektotrophe Mycorrhiza .....	9-2
9.2.3	Endotrophe Mycorrhiza.....	9-2
9.3	Parasiten .....	9-3
9.3.1	Sprossparasiten.....	9-3
9.3.2	Wurzelparasiten.....	9-3
9.4	Karnivoren .....	9-3
10	Morphologie der Blütenstände.....	10-1
10.1	Einfache Infloreszenzen.....	10-1
10.1.1	Traube (Botrys).....	10-1
10.1.2	Ähre (Spica).....	10-2
10.1.3	Kolben (Spadix) .....	10-2
10.1.4	Dolde (Umbella od. Sciadium) .....	10-2
10.1.5	Köpfchen (Capitulum od. Cephalium) .....	10-2
10.2	Komplexe Infloreszenzen.....	10-2
10.2.1	Partialinfloreszenzen razemös .....	10-2
10.2.2	Partialinfloreszenzen cymös: Thyrsus.....	10-3
10.3	Pseudanthien.....	10-5
11	Morphologie der Blüte .....	11-1
11.1	Blütenbau .....	11-1

11.1.1	Organstellung .....	11-1
11.1.2	Organzahl .....	11-2
11.1.3	Symmetrie .....	11-2
11.2	Blütenhülle (Perianth) .....	11-3
11.2.1	Das einfache Perianth (= Perigon) .....	11-3
11.2.2	Das doppelte Perianth .....	11-3
11.3	Das Androeceum .....	11-5
11.3.1	Bau des Staubblattes .....	11-5
11.3.2	Anzahl und Stellung der Staubblätter .....	11-6
11.4	Das Gynoeceum .....	11-7
11.4.1	Bau und Entwicklung der peltaten Fruchtblätter .....	11-7
11.4.2	Das apokarpe (chorikarpe) Gynoeceum .....	11-7
11.4.3	Das coenokarpe Gynoeceum .....	11-7
11.4.4	Plazentation .....	11-8
11.4.5	Stellung des Gynoeceums .....	11-9
12	Die Frucht .....	12-1
12.1	Entstehung von Same und Frucht .....	12-1
12.1.1	Der männliche Gametophyt .....	12-1
12.1.2	Samenanlage und weiblicher Gametophyt .....	12-1
12.1.3	Der Same .....	12-3
12.2	(Einzel-) Früchte .....	12-3
12.2.1	Spring- und Streufrüchte .....	12-3
12.2.2	Schließfrüchte .....	12-5
12.2.3	Zerfallfrüchte (Spalt- und Bruchfrüchte) .....	12-6
12.3	Sammelfrüchte .....	12-6
12.4	Fruchtstand .....	12-7
13	Index .....	13-1



# 1 Der Kormus / Die Kormophyten

Die Vorlesung befasst sich mit Morphologie, Anatomie, Anpassung und Funktion der verschiedenen Teile vor allem der sog. Kormophyten (= Kormobionta, = Gefäßpflanzen). Hierzu zählen wir alle diploiden Landpflanzen. Ihr Vegetationskörper, der Kormus, zeigt typischerweise eine Gliederung in die drei sog. Grundorgane nämlich die Achse, die Blätter und die Wurzel.

## 1.1 Die Stellung der Kormophyten im System der Pflanzen

Zu den Kormophyten (Gefäßpflanzen) zählen wir heute die Abteilungen der Farngewächse (Psilophytatae, Psilotatae, Lycopodiatae, Equisetatae, Marattiatae und Filicatae), der Progymnospermen (Archaeopteridatae) und die Samenpflanzen (Spermatophyta). Die Spermatophyten können weiter eingeteilt werden in die Klassen der „Gymnospermen“ (Cycadatae, Ginkgoatae, Pinatae und Gnetatae), sowie die "Angiospermen" (Magnoliatae). Die Magnoliatae, welche vor allem Inhalt dieser Vorlesung sind, werden in dem neueren Systematiken in die (kategorielosen) Gruppen der „Basalen Ordnungen“, der „Monokotyledonen“ und „Eudikotyledonen“ eingeteilt.

## 1.2 Die Entstehung des Kormus

Obwohl man alle genannten Gruppen als Kormophyten bezeichnet, besitzen vor allem einige Fossilien noch nicht die typische Gliederung in Achse, Blatt oder Wurzel - kurz - es haben "noch" nicht alle typische Blätter. Man fragt sich also zunächst, wie denn diese Blätter entstanden sind und ob denn die "Blätter" nur einmal in der Evolution entstanden (monophyletisch) sind oder ob sie sich nicht auch völlig unabhängig voneinander mehrfach entwickelt haben könnten (polyphyletisch). Zur "Entstehung" des Kormus gibt es natürlich eine ganze Anzahl von Theorien, wobei je nach Theorie mehr morphologische oder phylogenetische Aspekte im Vordergrund stehen. Hier seien zwei dieser Theorien vorgestellt.

### 1.2.1 Enationstheorie

Die Enationstheorie beschreibt die Entstehung der Blätter aus Emergenzen (= Enationen). Am Anfang der Ableitungsreihe stehen nackte Formen wie etwa *Rhynia* (Psilophytatae). *Psilotum* (Psilotatae) besitzt Emergenzen (Blättchen), die aber nicht innerviert sind. Bei dem fossilen *Asteroxylon* (Psilophytatae) zweigt in Höhe des "Blättchens" vom Achsenleitbündel ein seitliches Leitbündel ab, welches aber "noch" nicht in das Blättchen hineinreicht. Bei den Bärlappen (auch deren fossilen Vorfahren) findet sich schließlich eine vollständige Innervierung der Blättchen.

Alle Blätter, die man sich auch diese Weise entstanden denkt, bezeichnet man als sog. Mikrophyllie. Sie kommen vor bei den Psilophytatae, den Psilotatae, den Lycopodiatae und den Equisetatae (?).

(Tafelzeichnung) Enationstheorie

### 1.2.2 Telomtheorie

Die Telomtheorie "erklärt" die Entstehung der Blätter und anderer Organe durch die 5 sog. Elementarprozesse aus einfachen Endverzweigungen (= Telomen) der ursprünglichen Landpflanzen wie etwa *Rhynia* (Psilophytatae).

Die Elementarprozesse sind die

- Übergipfelung
- Planation
- Verwachsung
- Einkrümmung
- Reduktion

Die Blätter der Filicatae und der restlichen Landpflanzen, also der Gymnospermen und der Angiospermen kann man sich durch Planation und Verwachsung von ursprünglich räumlich verzweigten Wedeln entstanden denken.

(Tafelzeichnung) Elementarprozesse der Telomtheorie

- Protopteridales (Strasburger 743)
- Entstehung der Makrophyllie nach der Telomtheorie [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 3-12]

### 1.3 Evolution der Kormophyten

In Kürze kann die Evolution der (diploiden) Landpflanzen folgendermaßen zusammengefasst werden.

Zu Ende des Silurs traten mit den Psilophytatae die ersten Landpflanzen auf. Zu dieser Gruppe gehören Pflanzengruppen mit schon sehr verschiedenem Erscheinungsbild, die nackten, blattlosen Rhyniales oder Trimerophytales und auf der anderen Seite die Asteroxylales und Zosterophylales mit zahllosen kleinen Blättchen.

Die heute noch lebenden Pteridophytengruppen der Lycopodiatae und eventuell der Equisetatae haben sich höchstwahrscheinlich aus den letztgenannten Gruppen entwickelt.

Die Psilotatae, die Filicatae und die Samenpflanzen entstanden aus den blattlosen Formen. Die früher zu den sog. Primofilices oder auch noch zu den Psilo-

phytatae gerechneten Aneurophytales (= Protopteridales) stellt die Basisgruppe für die weitere Entwicklung der Filicatae und der Samenpflanzen dar. Zusammen mit den Archaeopteridales und der kleinen Gruppe der Protopytales zählt man sie heute zu den Progymnospermen.

Aus diesen Progymnospermen haben sich dann die Gymnospermen in drei mehr oder weniger unabhängigen Linien herausgebildet, und zwar hin zu den Ginkgoatae, den Pinatae und den Lyginopteridatae.

Aus den Lyginopteridatae entwickelten sich die heutigen Gnetatae (*Gnetum*, *Welwitschia*, *Ephedra*), die Cycadatae und die Magnoliatae.

- Rhyniopsida [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 7-1]
- Psilotum triquetrum; Habitus
- Lycopodium clavatum; Habitus
- Equisetum telmateia; Habitus
- Archaeopteris (Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 14-5)
- Baumfarn (H.B. San Francisco)
- Ginkgo biloba; Habitus
- Taxodium distichum; Habitus
- Welwitschia mirabilis; Habitus
- Dioon edule; Habitus
- Asteroxylon, Protolpidodendron [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 9-14]



## 2 Morphologie der Achse

Die (Spross-) Achse ist eines der den Kormus aufbauenden sog. Grundorgane. Zusammen mit den Blättern bildet sie den Spross, welcher die Gesamtheit der oberirdischen Teile darstellt.

(Tafelzeichnung) Schema einer Dikotylen [Rauh 1959: 88]

### 2.1 Der Embryo

Im Samen befindet sich die aus der Zygote gebildete junge Pflanze in Form des Embryos, der in seinem einfachen Bau schon die typische Gliederung des Kormus erkennen lässt. Bei den Magnoliatae, den "Zweikeimblättrigen", besitzt der Embryo - wie der Name sagt - zwei Kotyledonen (= Keimblätter), bei den Liliatae, den Einkeimblättrigen, nur einen Kotyledon.

(Tafelzeichnung) zwei- und einkeimblättriger Embryo; Meristeme, die die drei Grundorgane aufbauen

- Arachis hypogaea* (Erdnuss, Fabaceae); Frucht
- Arachis hypogaea* (Erdnuss, Fabaceae); ausgewachsener Embryo
- Allium cepa* (Zwiebel, Alliaceae); Zwiebel
- Allium cepa* (Zwiebel, Alliaceae); Embryo [Rauh 1959: 18]

### 2.2 Keimpflanze

An einer jungen Keimpflanze schließlich erkennt man den vollständigen Grundbauplan der Samenpflanzen.

(Tafelzeichnung) Keimblätter und Plumula, Hypokotyl, Radicula

(Tafelzeichnung) epi- und hypogäische Keimung

#### 2.2.1 epigäische Keimung

Bei der sog. epigäischen Keimung (z.B. bei *Ricinus communis*) werden der Same und die darin evtl. noch enthaltenen Keimblätter (Kotyledonen) durch Streckung des Hypokotyls über den Erdboden gehoben.

- Ricinus communis* (Euphorbiaceae); Same
- Ricinus communis* (Euphorbiaceae); Samenkeimung [Rauh, 1959: 17]

#### 2.2.2 hypogäische Keimung

Demgegenüber bleibt bei der hypogäischen Keimung (z.B. bei *Phaseolus multiflorus*, Feuerbohne) der Same im oder auf dem Boden. Das erste gestreckte Internodium ist das Epikotyl.

- Phaseolus multiflorus* (Feuerbohne, Fabaceae); hypogäische Keimung (Rauh, W. 1950: 19)

## 2.3 Internodienstreckung und Wuchsform

Während die Pflanze weiter wächst, bildet sie weitere Blattorgane, bis sie in vielen Fällen schließlich blüht. Die Länge der zwischen den Ansatzstellen der Blattorganen (Nodien) liegenden Bereiche, die Internodien, ändert hierbei in charakteristischer Weise ihre Länge.

- *Centaurium erythraea* (Tausendgüldenkrout); Internodienlängen [Troll 1973: 36]

Ebenso wie sich die Internodienlänge in der Ontogenie ändert, kann diese aber auch artspezifisch sein. Allein anhand dieses Internodienwachstums kann man einige typische Wuchsformen unterscheiden.

### 2.3.1 Rosettensprosse

Bleibt die Hauptachse einer Pflanze gestaucht, bilden die Blätter eine meist basale Rosette aus. Die Rosettenpflanzen unterscheiden sich in ihre Lebensweise.

(Tafelzeichnung) Rosettenpflanzen: Grundblätter, Stängelblättern, Schaft

Die Halbrosettenpflanzen sind meist zweijährige Pflanzen. Sie bilden im ersten Jahr eine vegetative Rosette und im zweiten Jahr dann unter Internodienstreckung einen gestreckten Laubspross mit einem terminalen Blütenstand. Diese Wuchs- oder Lebensweise bezeichnet man als hapaxanth-bienn. Als Beispiele seien hier der Salat (*Lactuca sativa* var. *sativa*), der Rettich (*Rhaphanus sativus* var. *niger*), der Chicorée (*Cichorium intybus* var. *foliosum*), das Radieschen oder die Futter- und Zuckerrübe genannt.

Die im Mittelmeergebiet angepflanzte *Agave americana* ist ebenfalls eine Halbrosettenpflanze. Sie bildet aber erst nach mehreren Jahren einen Infloreszenzschafft.

- *Lactuca sativa* var. *sativa* (Salat); Keimpflanze
- *Lactuca sativa* var. *sativa* (Salat); Habitus einer Halbrosettenpflanze
- *Cichorium intybus* var. *foliosum* (Chicorée); Habitus einer Halbrosettenpflanze

Die Ganzrosettenpflanzen wachsen zeitlebens rosettig, ihre Lebensweise wird als pollakanth-plurienn bezeichnet. Zur Blüte bildet die Hauptachse unterhalb der Terminalblüte bzw. des terminalen Blütenstandes einen unbeblätterten Schaft. Ganzrosettenpflanzen mit begrenzter Entwicklung wie etwa die Erdbeere (*Fragaria vesca*) bilden ebenfalls eine(n) terminal(n) Blüte(nstand) aus. Ihre Weiterentwicklung muss also wie die der Halbrosettenpflanzen aus seitlichen Knospen der Rosettenblätter erfolgen. Die Ganzrosettenpflanzen mit unbegrenzter Entwicklung brauchen ihren Vegetationspunkt nicht zur Bildung einer Infloreszenz auf, sondern wachsen an der Spitze mehrere Jahre vegetativ. Die wie etwa bei Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) oder Wegerich (*Plantago* sp.) in Mehrzahl gebildeten Infloreszenzen werden also seitlich in der Laubblattachseln gebildet.

- Fragaria moschata*; Ganzrosettenpflanze mit begrenzter Entwicklung
- Agava americana*; blühende Halbrosettenpflanze
- Taraxacum officinale*; Ganzrosettenpflanze mit unbegrenzter Entwicklung
- Plantago lanceolata*; Ganzrosettenpflanze mit unbegrenzter Entwicklung

### 2.3.2 Zwiebelspresse

Eine Zwiebel ist ein meist unterirdischer Rosettenspross, bei dem die Blattbasen oder ganze Niederblätter verdickt sind und Nährstoffe speichern. Sie dienen der Überwinterung der Pflanzen, die deshalb bezüglich ihrer Lebensform als Zwiebelgeophyten bezeichnet werden.

Die Achse einer Zwiebel ist stark gestaucht und wird als "Zwiebelkuchen" oder "Zwiebelscheibe" bezeichnet.

(Tafelzeichnung): Zwiebelkuchen

#### (a) Schalenzwiebel

Bei der sog. Schalenzwiebel, z.B. von der Küchenzwiebel *Allium cepa*, sind die Basen der Blätter fleischig angeschwollen. Sie umgeben die gestauchte Achse schalenförmig. Die Küchenzwiebel ist eine Ganzrosettenpflanze. Die im ersten Jahr kurz bleibende Hauptachse der Zwiebel streckt sich im 2. Jahr zu einem Infloreszenzschafft. Die Fortführung der Verzeigung erfolgt durch Knospen aus der Achse von 1 bis 2 der obersten Zwiebelblätter.

- Allium cepa* (Küchenzwiebel, Alliaceae); Zwiebel
- Allium cepa* (Küchenzwiebel, Alliaceae); Zwiebel [Troll 1973: 105]

#### (b) Schuppenzwiebel

Bei der sog. Schuppenzwiebel, z.B. bei *Lilium candidum* oder *L. martagon*, sind die basalen Niederblätter des Sprosses zu Speicherorganen angeschwollen. Sie überdecken einander dachziegelartig.

Zwiebeln kennen wir hauptsächlich von Monokotyledonen. Ähnliche Bildungen kommen aber ebenso bei Dikotyledonen vor, wie z.B. beim Knollenfenchel (*Foeniculum vulgare var. azoricum*).

- Foeniculum vulgare var. azoricum* (Knollenfenchel, Apiaceae); Habitus

### 2.3.3 orthotrope Sprossknollen

In der "Längsachse" der Pflanze folgen aufeinander die Hauptwurzel, die Hypokotylregion und die Hauptachse. Diese drei Zonen können einzeln oder gemeinsam zu verdickten Speicherorganen heranwachsen.

(Tafelzeichnung) Rüben und Knollen

"Knollen" definieren wir dabei als Verdickung eines der genannten Bereiche, also entweder der Achse, des Hypokotyls oder der Wurzel. Bei der orthotropen

Sprossknolle ist also lediglich die Hauptachse oberhalb der Kotyledonen zu einem verdickten Speicherorgan umgebildet.

Das bekannteste Beispiel hierfür ist der Kohlrabi (*Brassica oleracea* convar. *acephala* var. *gongyloides*). In der Jugendentwicklung sieht man deutlich die Entstehung der Verdickung oberhalb der Kotyledonen. An der ausgewachsenen Kohlrabi stehen außerdem noch die Laubblätter, was ebenso den Achsencharakter der Kohlrabi zeigt. Die ersten 3-4 Internodien der Keimpflanze verlängern sich, danach bleibt die Längenentwicklung im Bereich der späteren Knolle gehemmt. Der Scheitel der Pflanze ist sogar etwas eingesenkt. Die Verdickung selbst entsteht durch starkes Primäres Dickenwachstum des Marks. Zur besseren Nährstoffversorgung werden im Mark markständige Leitbündel gebildet. Bilden diese Bündel Scheiden aus verholzten Sklerenchymzellen aus, so wird die Kohlrabi "holzige". Der Kohlrabi bildet im zweiten Jahr einen terminalen Blütenstand, ist also eine bienne Rosettenpflanze.

- *Brassica oleracea* convar. *acephala* var. *gongyloides* (Kohlrabi, Brassicaceae); Habitus
- *Brassica oleracea* convar. *acephala* var. *gongyloides* (Kohlrabi, Brassicaceae); Verdickung der Knolle [Troll 1973: 113]

### 2.3.4 Sprossrübe

Bei der Sprossrübe sind im Gegensatz zur Spross- oder Hypokotylknolle alle drei Bereiche in die Verdickung mit einbezogen, also die Achse, das Hypokotyl und die Wurzel.

Besonders gut sieht man dies an der Kohlrübe (*Brassica napus* var. *napobrassica*), die früher ein wichtiges Nahrungsmittel darstellte. Die Kohlrübe ist eine hapaxanth-bienne Pflanze. Deutlich erkennt man an der Rübe die Beteiligung von Achse, Hypokotyl und Wurzelbereich. Dem Achsenabschnitt, kenntlich an den Blattnarben, folgt der glatte Bereich des Hypokotyls, und an der Basis zeigen die Seitenwurzeln, dass es sich hier um den Wurzelabschnitt handelt. Die Verdickung erfolgt zum größten Teil durch starke Holzbildung im Wurzel- und Hypokotylbereich. Im kurzen Sprossabschnitt überwiegt der zentrale Markkörper.

Der Knollensellerie (*Apium graveolens* var. *rapaceum*) zeigt äußerlich die gleiche Zonierung. Die Verdickung beruht hier jedoch insgesamt hauptsächlich auf einem stark vergrößerten Markkörper, der von zahlreichen Leitbündeln durchzogen ist.

- *Brassica napus* var. *napobrassica* (Kohlrübe, Brassicaceae); Habitus
- *Apium graveolens* var. *rapaceum* (Knollensellerie, Apiaceae); Habitus
- *Apium graveolens* var. *rapaceum* (Knollensellerie, Apiaceae); Sprossrübe [Rauh 1959: 140]

### 2.3.5 Hypokotylknolle

Eine Hypokotylknolle ist ein Speicherorgan, welches durch Verdickung allein des Hypokotylbereiches entsteht. Beispiele sind etwa das Radieschen (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*) oder die Rote Beete (*Beta vulgaris* var. *conditiva*, Chenopodiaceae).

Beim Radieschen (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*) die Verdickung durch sekundäres Dickenwachstum mit überwiegendem Xylemteil zustande. Die Primäre Rinde wird dabei gesprengt, an der fertigen Knolle sieht man also die durch Anthocyan rot gefärbte Sekundäre Rinde. Werden die Radieschen zu spät geerntet, so sind sie durch Bildung von Interzellularen "pelzig" geworden.

- Radieschen (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*, Brassicaceae); Hypokotylknolle
- Radieschen (*Rhaphanus sativus* var. *radicola*, Brassicaceae); Hypocotylknolle [Rauh 1959: 42]

Die Rote Beete (*Beta vulgaris* var. *conditiva*, Chenopodiaceae) verdickt den Hypokotylbereich durch ein anomales Sekundäres Dickenwachstum mit aufeinanderfolgenden konzentrischen Kambien. Andere Beispiele für Arten mit Hypokotylknollen sind der Knollenkerbel (*Chaerophyllum bulbosum*, Apiaceae) und *Bunium bulbocastanum* (Apiaceae). Die Knollen auch dieser Pflanzen sind essbar.

- Beta vulgaris* var. *conditiva* (Rote Bete, Chenopodiaceae)
- Chaerophyllum bulbosum* (Apiaceae)
- Bunium bulbocastanum* (Apiaceae)

Ausdauernde Hypokotylknollen bilden das Alpenveilchen (*Cyclamen persica*) und der Winterling (*Eranthis hiemalis*).

- Cyclamen persica* (Alpenveilchen); Hypokotylknolle
- Eranthis hiemalis* (Winterling, Ranunculaceae); Hypokotylknolle

### 2.3.6 Windesprosse

Windesprosse bilden in ihrem Primärspross langgestreckte Internodien. Die Achsen weisen nur eine geringe Verdickung auf und erlangen dadurch Stabilität, dass sie sich um eine Stütze winden. Die kreisenden Bewegungen (Circumnutationen) der Sprossspitze kommen durch ungleichmäßiges Längenwachstum in der Achse zustande. Die Sprossspitzen beschreiben bei ihrer Bewegung einen Kreis von bis zu 150 cm (*Hoya carnos*).

Die meisten Windepflanzen sind "linkswindend" (in Aufsicht entgegen dem Urzeigersinn, z.B. die Feuerbohne *Phaseolus coccinea*) und umschlingen ihre Unterlage in einer Rechtsschraube.

- Phaseolus coccinea* (Feuerbohne, Fabaceae)

Der Hopfen (*Humulus lupulus*) und der Geißklee (*Lonicera periclymenum*) sind "rechtswindend". Sie bilden mit ihrem Spross eine Linksschraube.

- Humulus lupulus* (Hopfen); Blütenstände
- Humulus lupulus* (Hopfen), Habitus

## 2.4 Die Verzweigung der Achse

### 2.4.1 dichotom (gabelig)

Eine Verzweigung ohne Blattbezug kommt heute nur bei den Pteridophyten vor. Spaltet sich das Scheitelmeristem dabei in zwei identische Teile, so liegt eine dichotome oder gabelige Verzweigung vor. Sie wird als isotom bezeichnet, wenn zwei gleich starke Gabeläste entstehen und anisotom, wenn sich diese in ihrer Stärke unterscheiden.

- Verzweigung bei Lycopodien [Strasburger, E. 1978: 110]

### 2.4.2 seitlich

Bei den Gymnospermen und Angiospermen erfolgt die Verzweigung stets in Bezug zu einem Blatt (phyllomkonjunkte Verzweigung).

(Tafelzeichnung) axilläre und metatopie Verzweigung

#### (a) axillär

Die Verzweigung erfolgt im "typischen" Falle direkt in der Achsel eines Tragblattes.

- Datura* sp. (Solanaceae); Achselspross

#### (b) metatop

Häufig erfolgt aber die Verzweigung etwas in Richtung der Achse oder des Blattes hin "verschoben". Man spricht dann von Wachstumsverschiebungen oder Metatopien.

Bei der konkauleszenten Verschiebung (z.B. bei der Walnuss *Juglans regia* oder in der Infloreszenz der Solanaceae) liegt die Knospe etwas oberhalb der eigentlichen Blattachsel. Sie ist "morphologisch" am Spross hinaufgewachsen.

- Juglans regia* (Walnuss, Juglandaceae); konkauleszente Knospen
- Solanum tuberosum* (Kartoffel, Solanaceae); Blütenstand
- Solanum tuberosum* (Kartoffel, Solanaceae); Blütenstand (Strasburger: 170)

Bei der Rekauleszenz (z.B. beim Bergflachs *Thesium* sp.) scheint die Knospe auf die Blattfläche oder den Stiel des eigenen Tragblattes hinaus verschoben.

- Thesium alpinum*; Habitus
- Thesium bavarum*; Blütenstand

### 2.4.3 Beispresse

Außer der einen Achselknospe können sich in der Blattachsel noch weitere Knospen befinden. Sie werden als Beiknospen bezeichnet und können in unterschiedlicher Anordnung vorliegen.

(Tafelzeichnung) Achselknospen und Metatopien

#### - serielle Beispresse

Serielle Beiknospen bilden eine Längsreihe an der Achse. Ihre Entwicklung erfolgt entweder aufsteigend (z.B. bei der Heckenkirsche *Lonicera xylosteum*) oder absteigend (z.B. bei der Eschenblättrigen Flügelnuss *Pterocarya fraxinifolia*).

- Lonicera xylosteum* (Heckenkirsche, Caprifoliaceae; seriell aufsteigende Beiknospen)
- Pterocarya fraxinifolia* (Eschenblättrige Flügelnuss, Juglandaceae); Habitus
- Pterocarya fraxinifolia* (Eschenblättrige Flügelnuss, Juglandaceae); seriell absteigende Beiknospen

Solche Beiknospen werden bei der Walnuss (*Juglans regia*) schon am Embryo in der Frucht und zwar in der Achsel der Kotyledonen gebildet.

- Juglans regia* (Walnuss); Zweig mit Früchten
- Juglans regia* (Walnuss); Früchte
- Juglans regia* (Walnuss); Embryo mit serial absteigenden Beiknospen

#### - kollaterale Beiknospe

In einer oder mehreren Querreihen stehende Beiknospen werden als kollateral bezeichnet. Auf einer solchen Beiknospenbildung beruht die Anordnung der Bananenfrüchte (*Musa x paradisiaca*) oder der Knoblauchzehen (*Allium sativum*).

- Musa x paradisiaca* (Banane, Musaceae); Handelsware
- Musa x paradisiaca* (Banane, Musaceae); Blütenstand, kollaterale Beiknospen
- Allium sativum* (Knoblauch, Alliaceae); kollaterale Beiknospen

### 2.4.4 Zusatzspresse

Wenn außer diesen, allesamt auf Blattachsen zurückzuführenden Seitensprosse noch zusätzlich Verzweigungen entstehen, welche mit keinem Tragblatt in Verbindung gebracht werden können, so spricht man von Zusatzsprossen.

#### (a) Wurzelsprosse

Viele Pflanzen können direkt aus der Wurzel neue Sprosse bilden. Besonders lästig ist diese Fähigkeit bei einigen Gartenunkräutern wie die Ackerkratzdiestel (*Cirsium arvense*), die man deshalb kaum ausrotten kann. Die Robinie (*Robinia pseudacacia*) wird wegen dieser Fähigkeit auch zur Befestigung (und natürlich zur Stickstoffanreicherung) von Böden benutzt. Ausgerottet werden kann diese Pflanze danach aber kaum mehr. Weitere Beispiele sind der Kleine Sauerampfer

(*Rumex acetosella*) sowie Arten der Gattungen *Rosa*, *Rubus*, *Corylus* und *Populus*.

- Rumex acetosella* (Kleiner Sauerampfer); Wurzelsprossbildung [Troll 1973: 369]

## (b) Blattsprosse

Wenige Pflanzen vermögen an ihren Blättern der vegetativen Vermehrung dienende Tochterpflanzen zu bilden. Bekannt ist dies vom Brutblatt (*Kalanchoe* sp. = *Bryophyllum* sp.) oder von *Begonia hispida* var. *cucullifera*.

- Kalanchoe* sp. (*Bryophyllum*); Blattsprosse
- Begonia hispida* var. *cucullifera*; Blattsprosse
- Begonia rex* (*Begoniaceae*); Blattsprosse

## 2.4.5 Adventivsprosse

Adventivsprosse entstehen an den verschiedensten Stellen des Pflanzenkörpers. Ausgelöst wird ihre Bildung etwa durch eine äußere Verletzung. Der Stockausschlag nach dem Fällen eines Baumes ist eine solche adventive Sprossbildung. Er wurde früher für die sog. Niederwaldwirtschaft benutzt (z.B. *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica*).

- Fraxinus excelsior* (Esche); Stockausschlag
- Fagus* sp. (Buche, *Fagaceae*); Stockausschlag

## 2.5 Seitensprossbildung und Wuchsform

### 2.5.1 Anordnung der Seitensprosse

Jede Pflanze hat die Fähigkeit, sich in der geschilderten Weise zu verzweigen. Die Verzweigung kann selbstverständlich nicht gleichzeitig aus allen Knospen erfolgen. Die verschiedenen Wuchsformen der Pflanzen unterscheiden sich vielmehr durch die Förderungsweise der Seitensprossbildung.

In longitudinaler Richtung am Spross unterscheiden wir eine basitone, akrotone oder mesotone Förderung der Knospen. Diese Bezeichnungen gelten sowohl für einen orthotropen Hauptspross als auch für plagiotrope Seitenachsen.

Bei plagiotropen Seitenachsen können die an der Oberseite, an der Unterseite oder die beiden Flanken stehenden Knospen gefördert sein. Man bezeichnet diese Förderung jeweils als epitone, hypotone und amphitone (= laterotone).

(Tafelzeichnung) orthotroper Hauptspross mit basitoner, akrotoner oder mesotoner Förderung der plagiotropen Seitenknospen

(Tafelzeichnung) Seitenspross in der Achsel eines Tragblattes mit epitoner, amphitoner (= laterotoner) und hypotoner Förderung

Die Wuchsform von Bäumen, Sträuchern und Stauden kommen nun durch eine ganz spezifische Kombination dieser Förderungen von Haupt- und Seitenachsen zustande.

### 2.5.2 Bäume

Bei ständigem Weiterwachsen der Hauptachse einer Pflanze oder bei deutlicher und fortwährender Akrotonie der Verzweigung ergibt sich die Wuchsform eines Baumes. Je nach Verhalten der Terminalknospe unterscheidet man monopodiale und sympodiale Bäume.

Monopodial sind etwa die Nadelbäume, die Esche (*Fraxinus excelsior*), die Eiche (*Quercus* sp.) oder die Rotbuche (*Fagus sylvatica*), sympodial die Linde (*Tilia* sp.), die Ulme (*Ulmus* sp.) oder die Kastanie (*Castanea sativa*).

Die Ahornarten (*Acer* sp.) und die Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum*) zeigen zunächst monopodialen und nach Erreichen der Blühreife sympodialen Wuchs der Hauptachse.

- Araucaria heterophylla* (Zimmertanne); monopodialer Baum
- Fraxinus excelsior* (Esche); monopodialer Baum]
- Tilia platyphyllos* (Sommerlinde); sympodialer Baum

### 2.5.3 Sträucher

Strauchartiger Wuchs entsteht grundsätzlich bei basitoner Förderung der Seitenknospen durch Schösslinge an der Basis letztjähriger Triebe. Die weitere Verzweigung dieser Triebe kann nun wiederum einer unterschiedlichen Förderung unterliegen. Bei akrotoner (akroton-hypotoner) Förderung ergibt sich ein aufrechter Wuchs. Dies ist der Fall bei der Hasel (*Corylus avellana*), der Linde (*Tilia* sp.) oder der Ulme (*Ulmus* sp.; Beispiele nach Rauh 1950). Bei meso-epitoner Förderung entsteht eine bogige Form dieser Triebe. Dies ist typisch für den Holunder (*Sambucus nigra*), die Berberitze (*Berberis vulgaris*) und die Rosa-Arten (*Rosa* sp.).

(Tafelzeichnung) Förderung der Verzweigung bei Hasel und Hollunder

- Corylus avellana* (Hasel); Wuchsform
- Sambucus nigra* (Hollunder, Caprifoliaceae); meso-epitone Förderung der Seitenzweige

### 2.5.4 Stauden

Ebenso wie bei den Sträuchern unterliegt auch bei den Stauden (= "mehrjährige Kräuter") die Hauptachse einer basitonen (und hypotonen) Förderung. Die jeweiligen oberirdischen Teile sterben bei den Stauden im Winter vollständig ab. Erneuerungsknospen befinden sich entweder dicht über dem Boden (Hemikryptophyten) oder in der Erde (Krypto- oder Geophyten).

- Staude; Rauh 1959: 128
- Urtica dioica*, Habitus

### 2.5.5 Langtrieb/Kurztrieb-Organisation

Bei vielen Pflanzen findet man besonders gestauchte Seitenachsen oder Kurztriebe, die oft auch im Dienste der Fortpflanzung stehen. Hier kann man von einer Langtrieb-/Kurztrieb-Organisation sprechen.

Bei vielen Vertretern der Rosaceae bilden ausschließlich die Kurztriebe Blüten, wie wir es etwa von der Birne (*Pyrus communis*) oder der Kirsche (*Prunus avium*) her kennen. Bei der Lärche (*Larix decidua*) werden z.B. die Zapfen und die männlichen Blüten ausschließlich an den Kurztrieben gebildet.

(Tafelzeichnung) Kurztrieb/Langtriebbildung bei Beerensträuchern

- Pyrus communis* (Birne); Kurztrieb
- Larix decidua* (Lärche); Kurztriebe

### 2.5.6 Ausläufersprosse

Ausläufersprosse oder Stolonen dienen meist der vegetativen Ausbreitung der Pflanze. Es handelt sich um orthotrop wachsende Seitensprosse mit meist gestreckten Internodien und reduzierten Blattorganen (Niederblätter).

#### (a) oberirdisch

Oberirdisch wachsen diese Sprosse z.B. beim Günsel (*Ajuga reptans*) oder bei der Erdbeere (*Fragaria vesca*).

- Ajuga reptans* (Kriechender Günsel, Lamiaceae); oberirdische Ausläufer
- Fragaria moschcata*; oberirdische Ausläufer

Bei der Erdbeere (s. Troll 1957: 135; "Prakt. Morph. I; Rauh 1950: 57) werden die Ausläufer in der Achsel der obersten der rosettig angeordneten Laubblätter gebildet. Sie besitzen zwei stark verlängerte Internodien und meist zwei Knoten mit Niederblättern, die ihrer Stellung nach die Vorblätter sind. Nach den beiden Vorblättern bildet der Ausläufer am Ende eine sich aufrichtende Achse mit einer neuen Laubblattrosette. Die orthotrope, erstarkende Rosette bildet an den Knoten sprossbürtige Wurzeln und wird so von der Mutterpflanze unabhängig. Die einzelnen Ausläufer können sich aus den Achseln der Vorblätter verzweigen.

Die jeweils gebildeten Blattrosetten schließen ihr Wachstum erst im folgenden Jahr mit der Bildung einer terminalen Infloreszenz ab. Die dann neben der Infloreszenz stehenden Laubblätter gehören zu neuen, aus der Achsel der letztjährigen Laubblätter austreibenden Seitentriebe (bei der Wildform nur ein Trieb). Diese seitlichen Rosetten bilden dann ihrerseits neue Ausläufersprosse.

Eine Besonderheit stellen die sog. Wandersprosse der Brombeeren (*Rubus fruticosus*) dar. Die bei Kulturformen bis 3-5 m langen Triebe neigen sich im Laufe ihres Wachstums bogig nach unten. In Bodennähe werden bei wenig verlängerten Internodien nur noch Niederblätter gebildet. In Spitzennähe werden außerdem zahlreiche sprossbürtige Wurzeln angelegt, die bei Bodenberührung austreiben und die sich nun negativ geotrop aufrichtende Endknospe mehrere Zentimeter in den Boden hineinzieht. Im nächsten Frühjahr wächst die Endknospe zu einem neuen Trieb aus und bildet auch an ihrer Basis weitere Seitenschösslinge. Die Blütenbildung erfolgt an jedem Trieb erst im darauffolgenden Jahr. Die abgeblühten Triebe sterben jeweils ab.

- Rubus fruticosus* (Brombeere); Wandersprossen im Schema [Rauh 1950: 68]
- Rubus fruticosus* (Brombeere); Bewurzelte Triebspitze [Rau 1950: 67]

### **(b) unterirdisch**

Bei der Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*) entstehen die unterirdischen, sprossbürtig bewurzelten und mit Niederblättern versehenen Stolonen an den basalen Knospen von Kotyledonartrieben. Die Ausläufer bilden nach Umstimmung zum orthotropen Wuchs einen akroton verzweigten, sympodialen Laubspross.

- Vaccinium myrtillus* (Heidelbeere); Habitus
- Vaccinium myrtillus* (Heidelbeere); Ausläufer [Rauh 1950: 212]

Typische unterirdische Ausläufer bilden ebenso die Zaunwinde (*Calystegia sepium*) und die Quecke (*Agropyrum repens*). Durch diese Ausläufer sind diese Pflanzen als "Unkräuter" schlecht ausrottbar.

### **(c) Ausläuferknollen**

Seitensprosse können auch zu Speicherorganen anschwellen. Diese werden als Ausläuferknollen oder einfach als (plagiotrope) Sprossknollen bezeichnet.

Bei der Kartoffel (*Solanum tuberosum*) entstehen sie in den Achseln von im unterirdisch liegenden Teil der Hauptachse gebildeten Niederblättern. Die Enden der sprossbürtigen Wurzeln bildenden Ausläufer schwellen durch primäres Dickenwachstum zur Kartoffel an. An der Kartoffel sind unscheinbare Niederblätter mit ihren Achselknospen als sog. Augen sichtbar. In Kultur wird der Ertrag durch das sog. Häufeln gesteigert. Hierdurch wird der unterirdische Sprossteil und damit die Zone der stolonienbildenden Niederblätter verlängert.

- Solanum tuberosum* (Kartoffel); Habitus
- Solanum tuberosum* (Kartoffel); Knollenbildung [Rauh 1959: 69]

Ausläuferknollen werden ebenso gebildet von der Knolligen Sonnenblume (*Helianthus tuberosus*), dem Knollenziest (*Stachys tuberifera*) und der Erdmandel (*Cyperus esculentus*).

## 2.5.7 Rhizomsprosse

Rhizome (oder Erdsprosse) sind "unterirdische, plagiotrop wachsende, verdickte Sprossachsen, an denen Internodienstreckung unterbleibt" (Rauh 1950: 60). Sie dienen der Nährstoffspeicherung und sind anders als die plagiotropen Sprossknollen mehrere Jahre lebensfähig. Die Rhizome wachsen an der Spitze kontinuierlich weiter und sterben im alten Bereich allmählich ab. Aus diesem Grund besitzen sie auch keine Hauptwurzel, sind also homorrhiz bewurzelt. Rhizome wachsen monopodial oder sympodial.

- monopodiale und sympodiale Rhizome [Rauh 1950: 71]

### (a) monopodial

Monopodialen Rhizome (z.B. von der Einbeere *Paris quadrifolia*) haben eine durchgehende Hauptachse. Knospen in den Achseln von Niederblättern an ihrer Oberseite bilden einjährige Laubsprosse aus.

- *Paris quadrifolia* (Einbeere); Habitus

### (b) sympodial

Sympodiale Rhizome (z.B. bei *Polygonatum multiflorum* und *Iris* sp.) bilden jedes Jahr einen sich im Frühjahr aufwärts krümmenden Blühspross aus.

Das Rhizom wird bei *Polygonatum* sp. von einem und bei *Iris* sp. von zwei basalen Seitensprossen fortgesetzt. Man spricht deshalb von monochasialen und dichasialen, sympodialen Rhizomen.

Weitere Beispiele von rhizombildenden Pflanzen sind das Buschwindröschen (*Anemone nemorosa*, Ranunculaceae) und der Ingwer (*Zingiber officinale*, Zingiberaceae).

- *Polygonatum* sp. (Salomonssiegel); Habitus mit Früchten
- *Polygonatum verticillatum*; Rhizom
- *Zingiber officinale* (Ingwer, Zingiberaceae); Rhizom
- *Asparagus officinale* (Spargel, Asparagaceae); Habitus

## 2.5.8 Rankensprosse

Rankensprosse sind mit unscheinbaren Hochblättern besetzte oder blattlose, langgestreckte Achsen, die dem Festhalten der Pflanze an einer Unterlage dienen.

Der Wein (*Vitis vinifera*, Vitaceae) bildet einen sympodial verzweigten Spross aus. Jedes Sympodialglied, vom Winzer als "Lotte" bezeichnet, endet in einer terminalen, verzweigten Ranke. Unterhalb der Lottentriebe stehenden als absteigende Beiknospen die sog. "Geizen". Diese Knospen werden nach dem Austreiben ausgebrochen ("Ausgeizen").

- *Vitis vinifera* (Weinrebe, Vitaceae); Sprossenden [Rauh 1959: 74]
- *Passiflora edulis* (Passionsblume, Grenadille, Passifloraceae); Sprossranke

Als weiteres Beispiel einer Sprossranken bildenden Pflanze sei die Grenadille (*Passiflora edulis*, Passifloraceae) genannt.

Beim Wilden Wein (*Parthenocissus* sp., Vitaceae) sind die Rankenenden zu Haftorganen umgebildet.

- *Parthenocissus* sp. (Wilder Wein, Vitaceae); Haftranken

### 2.5.9 Kurztriebdoornen

Dornen sind zu Spitzen umgebildete Achsen, Blätter oder Wurzeln. Im Gegensatz zu den Stacheln, die Emergenzen darstellen, sind an ihrer Bildung also stets ganze "Grundorgane" beteiligt.

Kurztriebdoornen haben etwa der Weißdorn (*Crataegus monogyna*, Rosaceae) oder die Schlehe (*Prunus spinosa*, Rosaceae). An rudimentären Hochblättern kann man erkennen, dass es sich hier um umgewandelte Sprosse handelt.

- *Crataegus monogyna* (Weißdorn, Rosaceae);
- *Prunus spinosa* (Schlehdorn, Rosaceae); Habitus mit Sprossdoornen

Verzweigte Kurztriebdoornen bildet der Stechginster (*Ulex europaea*, Fabaceae).

- *Ulex europaeus* (Stechginster, Fabaceae); verzweigte Kurztriebdoornen

### 2.5.10 Flachssprosse s.l. (Kladodien)

#### (a) Platykladien

Bei den Flachssprossen im engeren Sinne - oder Platykladien - sind Haupt- und Seitenachsen stark abgeflacht. Die Beblätterung ist reduziert, und die "grünen" Achsen übernehmen die Photosynthese. Beispiele sind die Gattungen *Opuntia* (Cactaceae), *Homalocladium* (*Muehlenbeckia*, Liliaceae).

- *Opuntia vulgaris* (Cactaceae); Habitus
- *Homalocladium platycladium* (*Muehlenbeckia*, Liliaceae); Habitus
- *Homalocladium platycladium* (*Muehlenbeckia*, Liliaceae); Platykladien

#### (b) Phyllokladien

Phyllokladien sind abgeflachte Seitenachsen, die äußerlich wie Blätter aussehen und deren Assimilationsfunktion übernehmen. Das bekannteste Beispiel ist der im Mittelmeergebiet vorkommende Mäusedorn (*Ruscus aculeatus*, Ruscaceae). Im jungen Entwicklungsstadium der Zweige erkennt man hier noch die hinfälligen Tragblätter der Phyllokladien. Die Blüten entstehen hier scheinbar auf einem "Blattorgan".

- *Ruscus aculeatus* (Mäusedorn, Ruscaceae); Habitus

Ganz ähnliche Phyllokladien bildet die Gattung *Semele* (*Semele androgyna*, Liliaceae) aus.

- Semele androgyna* (Liliaceae); Zweig mit Phyllokladien

*Phyllanthus angustifolius* (Euphorbiaceae) hat lanzettliche Phyllokladien, an deren Kanten die zahlreichen Blüten(stände) stehen.

- Phyllanthus angustifolius* (Euphorbiaceae); Zweig mit Phyllokladien

### 2.5.11 Bulbillen

Bulbillen (s. Troll 1937 S. 563) sind zu vegetativen Diasporen umgewandelte Achselknospen. Aufgrund ihrer Funktion stellen sie eine kleine, gestauchte Pflanze dar mit einem Achsen-, Blatt- und Wurzelabschnitt. Man kann sie danach benennen, welcher Teil zur Speicherung der Nährstoffe angeschwollen ist

(Tafelzeichnung) Formen von Bulbillen

#### (a) Blattbulbillen (Brutzwiebeln)

Blattbulbillen (= Brutzwiebeln) speichern die Nährstoffe in angeschwollenen Blattorganen, die an einer gestauchten Achse inserieren (z.B. bei *Lilium bulbiferum* oder bei der Zwiebel-Zahnwurz *Dentaria bulbifera*).

Bei der Zwiebel-Zahnwurz (*Dentaria bulbifera*, Brassicaceae) werden sie in den Blattachsen unterhalb der oft reduzierten Infloreszenz gebildet.

- Dentaria bulbifera* (Zwiebel-Zahnwurz, Brassicaceae); Habitus
- Dentaria bulbifera* (Zwiebel-Zahnwurz, Brassicaceae); Blattbulbillen [Troll 19???: 440]

*Saxifraga granulata* bildet die Brutzwiebeln in den Achseln der basalen Laubblätter des Blütenstängels.

- Saxifraga granulata* [Troll 19???: 439]

#### (b) Wurzelbulbillen

Bei den Wurzelbulbillen etwa vom Scharbockskraut (*Ranunculus ficaria*) ist die (homorrhiz entstandene) Wurzel stark angeschwollen. Sie befinden sich in den Achseln der Laubblätter.

- Ranunculus ficaria* (Scharbockskraut, Ranunculaceae); Habitus
- Ranunculus ficaria* (Scharbockskraut, Ranunculaceae); Wurzelbulbillen [Troll 19???: 443]

#### (c) Achsenbulbillen

Am seltensten sind die Achsenbulbillen, bei denen also der Achsenteil der Bulbille besonders verdickt ist. Bei *Polygonum viviparum* und *P. bulbiferum* stehen sie im unteren Teile der Infloreszenz, wobei die Blütenbildung auch ganz unterdrückt sein kann.

- Polygonum viviparum* (Polagonaceae) [Troll 19@@@: 441]

Bei einigen *Dioscorea*-Arten (*D. batatas*, *D. macroura*) werden an den oberirdischen Achsen "Luftknöllchen" gebildet. Diese besitzen mehrere Knospen, die serial-absteigenden Beiknospen (! bei Monokotyledonen) entsprechen.

Bei einigen Gräsern (z.B. bei *Poa alpina* var. *vivipara*, Poaceae) werden in den Ährchen des Blütenstandes vegetative Knospen gebildet, die der vegetativen Ausbreitung dienen.

- *Poa alpina* var. *vivipara* (Poaceae); Brutknospenbildung

## 2.6 Stichworte

Kormus	Metatopie
Embryo	Konkauleszenz
epigäische und hypogäische Keimung	Rekauleszenz
Nodium, Internodium	Zusatzspross
Rosettenpflanze	Adventivspross
Halbrosettenpflanze	Akrotonie, Basitonie, Mesotonie, Epitonie, Hypotonie, Laterotonie
Ganzrosettenpflanze mit begrenzter und unbegrenzter Entwicklung	Baum
Zwiebel	Strauch
Schalenzwiebel, Schuppenzwiebel	Staude
Orthotrope Sprossknolle	Langtrieb-Kurztrieb-Organisation
Sprossrübe	Ausläuferspross
Hypokotylknolle	Rhizom
Windespross	Rankenspross
Verzweigung	Dorn (Seitensprossdorn)
Dichotomie	Flachspross
Axilläre Verzweigung	Platycladium
Beispross	Phyllokladium
	Bulbille



## 3 Anatomie der Achse

### 3.1 Der Primäre Bau

Die Gewebe, die durch unmittelbare Tätigkeit des Sprossscheitelmeristems entstehen, bilden die sog. Primäre Achse. Nach Sachs (1870) kann man anatomisch grundsätzlich folgende Gewebesysteme unterscheiden: das Abschluss- oder Hautgewebe, das Leitgewebe und das Grundgewebe. Sie sind in einem Querschnitt durch eine junge Achse deutlich sichtbar.

Topographisch kann man auf einem Querschnitt unterscheiden: Epidermis, Rinde (= Grundgewebe außerhalb des Leitbündelringes), Markstrahlen (= Grundgewebe zwischen den Leitbündeln), Mark (= Grundgewebe zwischen den Leitbündeln) und die Leitbündel.

- *Ranunculus repens*; Ausläufer quer, primäre Achse

Die drei Gewebesysteme werden in den Bildungsgeweben oder Meristemen gebildet. An dieser Stelle sei deshalb eine allgemeine Charakterisierung und Terminologie der Bildungsgewebe (Meristeme) des gesamten Pflanzenkörpers eingefügt.

#### 3.1.1 Bildungsgewebe (= Meristeme)

##### (a) Einteilung der Bildungsgewebe

###### - nach Produkten

Diese Einteilung in Primäre und Sekundäre Meristeme wird in der Literatur unterschiedlich gehandhabt. Am einfachsten benutzt man die Begriffe zur Einteilung nach dem, was aus den jeweiligen Meristemen hervorgeht. Primäre Meristeme (= etwa Ur- oder Promeristem) sind danach diejenigen Meristeme, die den primären Pflanzenkörper aufbauen. Eine häufig benutzte, aber etwas unsaubere Definition wäre auch die folgende: Meristeme, die sich direkt von den Meristemen des Embryos herleiten lassen.

- *Biophytum dendroides*; Embryoentwicklung [Strasburger: 98]

Zu den primären Meristemen gehören die Apikalmeristeme von Achse, Blatt und Wurzel und die Restmeristeme. Restmeristeme sind solche Meristeme, die in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Apikalmeristemen stehen und noch in älteren Pflanzenteilen tätig sind. Dies ist der Fall bei den sog. interkalaren Meristemen z.B. an den Stengelknoten der Gräser oder im Karpophor der Erdnuss. Ebenso wird das faszikuläre Kambium zu den Restmeristemen gezählt. Manchmal wird auch das gesamte Prokambium als Restmeristem bezeichnet.

Sekundäre Meristeme oder Folgemeristeme bauen demgegenüber den sekundären Pflanzenkörper auf. Es gehören hierzu das interfaszikuläre Kambium und das Korkkambium bzw. die Korkkambien.

Nicht ganz in dieses Schema passen die sog. Meristemoide. Hiermit werden solche Zellen bezeichnet, die weitab vom Scheitel "wieder meristematisch werden". Die Bezeichnung wird oft verwendet für die Spaltöffnungsmutterzellen oder für Zellen, die Trichome bilden.

#### **- nach der Topographie**

Topographisch unterscheiden wir Apikalmeristeme und laterale Meristeme. Zu den Apikalmeristemen gehören die Scheitelmeristeme von Achse und Wurzel und das Blattrandmeristem des Blattes. Sie befinden sich terminal an den genannten Organen und ermöglichen das Spitzenwachstum bzw. beim Blatt das Randwachstum. Zu den Lateralmeristemen gehören alle sog. Kambien der Achse und der Wurzel, also das Kambium, welches das sekundäre Dickenwachstum bewirkt und alle Korkkambien. Die Kambien haben in der Achse und der Wurzel eine zylindrische Form.

#### **(b) Zytologische Charakterisierung**

Die sog. "typische" meristematische Zelle bezeichnet man auch als "eumeristematisch" (Kaplan 1937) oder als "urmeristematisch". In histologischen Schnitten wird sie meist dunkler als die umliegenden Zellen angefärbt.

- *Lepidium sativum*; meristematische Zelle aus der Wurzelspitze [Gunning & Steer 1980: Taf. 2]

Die Zellen sind charakterisiert durch:

- wenig ER
- wenigstrukturierte Mitochondrien
- großen Zellkern
- dünne Zellwand
- hohe Peroxidaseaktivität
- Proplastiden
- Fehlen ergastischer Einschlüsse

Ausnahmen gibt es aber auch hier. So können z.B. Korkkambien Chloroplasten, Strahlinitiale Stärke und Gerbstoffe, und Embryonen ebenfalls Stärke enthalten.

#### **(c) Der Scheitel der Pteridophyten**

Die Pteridophyten besitzen am Sprossscheitel eine Scheitelzelle oder mehrere Apikalinitiale ("Scheitelzellgruppe").

Dreischneidige Scheitelzellen sind in ihrer Form meist pyramidal, sie kommen vor bei Equisetatae, Lycopodiatae p.p., Psilotatae, den meisten leptosporangiaten Filicatae und den eusporangiaten Filicatae p.p.

Zweischneidige Scheitelzellen sind lenticulat, sie kommen vor bei Wasserfarnen und beim Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*).

Scheitel mit Apikalinitialen kommen vor bei Lycopodiatae p.p. (*Selaginella* mit 2-5 Initialen), eusporangiaten Filicatae p.p. und leptosporangiaten Filicatae p.p..

(Tafelzeichnung) 1 bis 5-schneidige Scheitelzellen

- pyramidale und lenticulare Scheitelzellen [Esau, K. 1969: 21]
- Scheitel der Pteridophyten [Fahn, A. 1974: 27]
- Asplenium bulbiferum*; Scheitel [Foster, A.S., Gifford, E.M. 1974: 13-2]
- Adiantum cuneatum*; Scheitel [Hagemann, W. 1964: 2]

#### **(d) Der Scheitel der Samenpflanzen**

##### **Zonierung nach Hagemann (1971)**

Nach Hagemann (1971) kann man in Sprossscheiteln folgende Zonierung bzw. Meristemanordnung beobachten. Den distalen Bereich des Scheitels nimmt die Initialzone ein. Sie zeigt wenig Teilungsaktivität und entspricht dem schon genannten Ruhezentrum. An den Stellen, an denen gerade ein neues Blatt am Scheitel ausgegliedert wird, ist an den Flanken der Initialzone ein Bereich erhöhter Teilungsaktivität, das Flankenmeristem zu erkennen. Der Bereich um die Initialzone, in welchem dieses Flankenmeristem und damit die Ausgliederung eines Blattes auftreten kann, bezeichnet man deshalb auch als die Zone der Primären Morphogenese. An den Bereich des Flankenmeristems schließen sich nun basal diejenigen Meristeme an, nämlich das Markmeristem, das Rindenmeristem und das Prokambium, aus welchem sich größtenteils das Leitgewebe differenziert. Hinzu kommt noch die äußerste Meristemschicht der Pflanze, das Dermatogen, welches die Epidermis bildet. Die genannten vier Meristeme bilden zusammen die gewebebildende oder histogenetischen Zone. Das Rindenmeristem und besonders das Markmeristem zeigen deutlich die Bildung von longitudinalen Zellreihen, sind also ein Beispiel für ein sog. "Rippenmeristem".

Initialzone und die Zone der Primären Morphogenese bezeichnet man zusammen auch als Vegetationspunkt, alle drei genannten Zonen als Vegetationskegel oder Sprossscheitelmeristem.

In der histogenetischen Zone haben wir also die Meristemgewebe vorliegen, welche die eingangs erwähnten Gewebesysteme des Primären Pflanzenkörpers hervorbringen, nämlich das Hautgewebe, das Leitgewebe und das Grundgewebe.

(Tafelzeichnung) Sprossscheitelorganisation nach Hagemann (1971)

- Liriodendron tulipifera (Tulpenbaum, Magnoliaceae); Habitus
- Liriodendron tulipifera; Scheitelorganisation [Hagemann, W. 1960: 5 und 6b]

Das Schema von Hagemann (1971) entspricht etwa dem von Buvat (1952) mit den folgenden Bezeichnungen: das *méristème d'attente*, welches sozusagen auf die reproduktive Phase "wartet" und wenig Zellteilungsaktivität zeigt, der *anneau initiale*, der das Blatt, das Prokambium und die Rinde bildet und das *méristème médullaire*, welches das Mark bildet.

Das *méristème d'attente* wurde später von Clowes (1961) an Hand von Untersuchungen an Wurzelscheiteln als "Ruhezentrum" (*quiescent centre*) bezeichnet.

### **Tunika-Korpus-Theorie (SCHMIDT 1924)**

Die Tunika-Korpus-Theorie wurde an Angiospermenscheiteln entwickelt. Hier-nach umgibt eine Tunika-Schicht mit ausschließlich Antiklinalteilungen eine weiter innen liegende Korpus-Schicht, die sich in unterschiedlichen Ebenen teilt. Jede Tunika-Schicht und der darunterliegende Korpus haben ihre eigenen Initialen. Die Theorie macht keine Aussage über die Beziehung der Zellschichten und den späteren Geweben.

Die Mehrzahl der Samenpflanzen mit einer Tunika-Korpus-Schichtung im Scheitel besitzen 2 Tunika-Schichten. Die Variationsbreite reicht von 1 (*Opuntia*) bis 5 Tunika-Schichten. Bei Gymnospermen fehlt eine Schichtung bei *Torreya* (Taxaceae). Ebenso fehlt sie bei *Saccharum* (Poaceae).

(Tafelzeichnung) Tunika/Korpus-Organisation des Scheitels

- *Salix* sp., *Opuntia* sp, *Torreya* sp.; Scheitelmeristeme [Esau, K. 1969: Taf. 16]

### **Bildung von Seitensprossen**

Die Bildung von Seitensprossen erfolgt in unterschiedlicher Entfernung vom Scheitel durch eine Kombination antiklinaler Teilungen in einer oder mehrerer Oberflächenschichten und mehr oder weniger deutlich periklinal gerichteter Teilungen in darunterliegenden Schichten. Durch die Periklinalteilungen entsteht manchmal eine geordnete, konkav gekrümmte Schicht flacher Zellen, die sog. Muschelzone ("shell zone", Clowes 1961).

- *Agropyron repens*; Seitenknospentwicklung [Esau, K. 1969: 28]
- *Alternanthera philoxeroides*, *Hydrocharis morsus-ranae*, Seitensprossbildung [Cutter, E.G. 1971: 3.8]

### **Größe, Form- und Formwechsel**

Die Größe der Scheitel ist bei den verschiedenen Arten und Pflanzengruppen sehr verschieden. Misst man den Durchmesser der Scheitel an der Stelle der jüngsten Blattanlage, ergeben sich folgende Werte:

Mais	130 µm
------	--------

Fichte	280 µm
Phoenix	500 µm
Dryopteris	1000 µm
Cycas revoluta	2000 - 2300 µm

Die Form der Scheitel ist ebenfalls recht unterschiedlich. Sie reicht von spitzkegelig (z.B. bei der Wasserpest *Elodea canadensis*) bis flach (z.B. bei *Drimys winteri*). Bei den sog. eingesenkten Scheiteln kann aber der eigentliche Vegetationspunkt ebenfalls kegelförmig sein (z.B. bei der Palme *Washingtonia*). Man findet sie ebenso bei den sukkulenten Euphorbiaceae oder Cactaceae, aber auch bei vielen Rosettenpflanzen wie etwa dem Wegerich (*Plantago*).

- Polemonium caeruleum* (Himmelsleiter, Polemoniaceae); Scheitel im REM
- Sprossscheitel von *Hippuris*, *Zea*, *Nuphar lutea* und *Perilla nankinensis* [Cutter, E.G. 1971:3.4]
- Drimys* sp. und *Washingtonia*; Scheitel längs [Esau, K. 1969: Taf. 18]
- Echinocactus grusonii*; Habitus
- Plantago lanceolata*; Habitus

Der Vegetationsscheitel besitzt allerdings nicht während der gesamten Entwicklung einer Pflanze dieselbe Form. Bei vielen Pflanzen der gemäßigten Breiten unterliegt sie einer jahreszeitlichen Schwankung. Während des starken Wachstums im Frühjahr ist der Scheitel von der Tanne (*Abies*) hoch aufgewölbt und von geringem Durchmesser. In der winterlichen Ruhephase ist der Scheitel flacher und zeigt insgesamt eine undeutlichere Meristemzonierung.

Besonders bei kleinen Scheiteln kommt es auch während der Blattausgliederung zu einem starken Formwechsel. Solche sog. "pendelnden Scheitel" hat z.B. *Peperomia glabella* (s. Hagemann 1960). Bei dieser Pflanze ist der Scheitel nur schwach gewölbt. Nach einer Blattausgliederung, die hier sehr nahe am Scheitel erfolgt, wird er vollkommen abgeflacht und schräg auf die jeweilige Blattbasis "verlagert".

### **(e) Interkalare Meristeme**

Interkalare Meristeme sind Restmeristeme, die dem Spross auch in Scheitelferne noch ein Längenwachstum ermöglichen. Sie liegen zwischen Zonen stärkerer Ausdifferenzierung. Da sie sozusagen mechanisch instabile Zonen darstellen, befinden sie sich meist direkt oberhalb der Knoten, geschützt und gestützt von den Blättern. Histologisch erkennbar sind die Meristeme durch die Anordnung der Zellen in Längsreihen.

Besonders bekannt sind die interkalaren Meristeme an den Knoten der Gräser und in vielen Frucht- oder Blütenstielen.

- Secale cereale* (Roggen, Poaceae); Interkalare Meristeme [Esau 1969: 19]

In einigen Fällen können sie von beträchtlichem Ausmaß sein, wie etwa in den Blütenstielen von der Teichrose (*Nuphar advena*).

- *Nuphar advena* (Teichrose); interkalares Meristem im Blütenstiel [Cutter, E.G. 1971: 3.10]

In den Fruchtsielen (Karpophoren) der Erdnuss (*Arachis hypogaea*) erreicht das Meristem eine Ausdehnung von ca. 5 mm. Da es dazu dient, die Frucht in das Erdreich zu schieben, befindet es sich, wie bei vielen anderen Arten, dicht unterhalb der Blüte bzw. Frucht.

- *Arachis hypogaea* (Erdnuss); Verteilung der Wachstumszonen im Halm [Esau 1969: 19]

#### **(f) Primäres Dickenwachstum**

Wir bezeichnen diejenigen Wachstumsvorgänge, welche den primären Pflanzenkörper in seiner endgültigen Dicke entstehen lassen als primäres Dickenwachstum.

- (Tafelzeichnung) primäres Dickenwachstum medullärer und corticaler Form

#### **parenchymatische Form**

In der sog. parenchymatischen Form kommt es vor bei Dikotyledonen und Gymnospermen. Es handelt sich um eine Zellvermehrung in den Grundgeweben (also in Mark oder Rinde) in Scheitelnähe, aber auch in Scheitelferne, was dann allerdings von vielen Autoren schon als Sekundäres Dickenwachstum bezeichnet wird.

Es umfasst im Allgemeinen sowohl das Mark als auch die Rinde. Einige Pflanzen verdanken ihre besonders starke Verdickung der besonders starken Zellvermehrung nur eines Bereiches, also entweder des Markes (medulläres parenchymatisches Dickenwachstum; z.B. beim Kohlrabi) oder der Rinde (corticales parenchymatisches Dickenwachstum; z.B. bei sukkulenten Kakteen).

#### **kambiale Form**

Viele Monokotyledonen (z.B. *Yucca*, *Zea mays*) zeigen direkt im Scheitelbereich ein starkes Primäres Dickenwachstum, welches Merkmale einer Kambiumtätigkeit zeigt. Man bezeichnet dieses Meristem als sog. "PTM" (primary thickening meristem).

- *Zea mays*; Entstehung des PTM [Esau, K. 1969: Taf. 58]
- (Tafelzeichnung) Dickenwachstum bei Monokotyledonen
- Primäres Dickenwachstum bei Monokotylen [Esau, K. 1969: 114]
- *Yucca filamentosa* (*Yucca*, Yuccaceae); Habitus [HB Düsseldorf]
- *Yucca whipplei*; PTM [Diggle, P.K., DeMason, D.A. 1983: 1-6]
- *Yucca whipplei*; PTM [Diggle, P.K., DeMason, D.A. 1983: 11-14]

Die in allen Fällen während der Ontogenie erfolgende Änderung der Dicke des primären Pflanzenkörpers bezeichnet man als Erstarkungswachstum. Es führt

dabei zu einer umgekehrt kegelförmigen Gestalt der Achse. Bei der Bildung des Blühsprosses kann der Achsendurchmesser wieder abnehmen. Man spricht dann auch von einer sog. "negativen Erstarkung".

- Zea mays; Erstarkung
- Howeia forsteriana, Sprossbasis

Vor allem bei Dikotylen kann die so entstehende Form der Achse später in unterschiedlichem Maße durch Sekundäres Dickenwachstum maskiert werden.

(Tafelzeichnung) Erstarkung und Maskierung der primären Achse durch SDW bei Dikotyledonen

### **(g) Primäres Längenwachstum**

Die internodiale Streckung erfolgt - wie auch schon beim Primären Dickenwachstum erwähnt - in unterschiedlichem Verhältnis von Zellteilung und Zellstreckung. Sind es vor allem Zellteilungen, so kann man von einem interkalaren Meristem (s.o.) sprechen.

Das Wachstum erfolgt allermeist symplastisch (Priestley 1930). Hierbei bleiben die Wände zweier benachbarter Zellen während ihrer Entwicklung in stetem Kontakt, ungeachtet davon, ob sich die beide Zellen weiter teilen oder ob sich nur Teile der Zellwand strecken. Beim intrusiven Wachstum (Sinnott und Bloch 1939) oder Interpositionswachstum (Schoch-Bodmer 1945) werden demgegenüber die Wände zweier Zellen voneinander gelöst. Die wachsende Zelle, etwa eine Faser, dringt in den entstandenen Raum ein. Dabei kommt es nicht wie früher angenommen zu einem gleitenden Wachstum der gesamten Zellwand, sondern die sich streckende Zelle wächst lediglich an ihren Spitzen in den Interzellularraum ein. Hierbei werden neue Plasmodesmata (und Tüpfel) zu den Nachbarzellen gebildet. Ein eindrucksvolles Beispiel hierfür sind baumförmige Liliaceae, deren sekundäre Tracheiden 15 - 40-mal länger sind als ihre jeweiligen Initialen.

### **3.1.2 Die Epidermis**

Durch die beschriebenen Meristemtätigkeiten und primären Wachstumsvorgänge entsteht der primäre Achsenkörper, der aus den drei Grundgewebesystemen, nämlich dem Abschlussgewebe, dem Grundgewebe und dem Leitgewebe aufgebaut ist.

- Cucurbita sp; Spross quer

Morphologisch - topographisch definiert ist die Epidermis (Name: epi = auf, derma = Haut) die äußerste Zellschicht aller Teile des primären Pflanzenkörpers. Sie fehlt nur an der Wurzelhaube und wird bei der Wurzel allerdings meist als Rhizodermis bezeichnet wird.

Ontogenetisch leitet sich die Epidermis aus dem Dermatogen ab. Dieses bezeichnet als morphologisch - topographischer Begriff die äußerste Zellschicht des Vegetationspunktes.

Ihre Funktionen sind der Transpirationsschutz, der mechanische Schutz und der Gasaustausch. Als "untypische" Funktionen können hinzukommen die Photosynthese, Sekretion und Absorption; realisiert sind diese Zusatzfunktionen meist in besonders spezialisierten Zellen, den Idioblasten.

Die Epidermis besteht aus

- Epidermiszellen i.e.S.
- Stomata
- Trichome und Emergenzen
- externe sekretorische Einrichtungen

### **(a) Die „typische“ Epidermiszelle**

#### **Zellform**

Die typischen Epidermiszellen sind im Querschnitt meist tafel- oder plattenförmig. Bei vielen Samenschalen können sie davon abweichend auch palisadenförmig sein.

In der Aufsicht können sie annähernd isodiametrisch aber auch gestreckt sein. Hierbei ist die Form abhängig von der Lage am Pflanzenorgan. So können sich die Zellen der Blattober- bzw. -unterseite in ihrer Form beträchtlich unterscheiden.

- *Vitis* sp. u. *Iris* sp.; Formen der Epidermiszellen in Aufsicht [Esau, K. 1969: 41]

Länglich ist die Zellform häufig in gestreckten Organen wie Stengeln, Blattstielen, Blattrippen und bei Monokotyledonenblättern auf der gesamten Blattfläche.

Typisch für viele Laub- oder auch Blütenblätter ist ein gewellter oder gebuchteter Verlauf der Antiklinalwände, der sich auch auf den äußeren Bereich beschränken kann. Dies trifft oftmals besonders für die Blattunterseite zu. Oft wird umgekehrt eine Zelle mit diesem „wellig-buchtigen“ Wandverlauf einfach als „epidermal“ bezeichnet.

Die Epidermisaußenwand ist flach oder gewölbt. Bei leichter Wölbung bezeichnet man die "Auswüchse" als Mamillen oder Papillen, wenn sie noch länger sind als Haare. Die durch die Wandwölbung hervorgerufene Form der Außenwand bezeichnet man als die Primärskulptur der Epidermis.

Eine Epidermiszelle kann mehr als eine Ausstülpung oder Einsenkung haben. So besitzen die Zellen der Petalen der Cistrose (*Cistus monspeliensis*, Cistaceae) bis zu 10 Papillen.

- *Petrorhagia* ssp.; Epidermis des Samens [Cutter, E.G. 1978: 7.10]
- *Cistus monspeliensis* (Petalum) u. *Loasa coronata* (einzelliges Haar) [Barthlott 1981: 1-4]

Die Epidermiszellen grenzen in der Regel lückenlos aneinander. Die Interzellularen bei einigen Blütenblättern scheinen von einer Cuticula abgedichtet zu sein.

### **Zellinhalt**

Epidermiszellen enthalten allermeist keine Chloroplasten, wohl aber Leukoplasten; Chlorophyllreste sind aber nachweisbar. Ausnahmen bilden zahlreiche Wasserpflanzen (*Ranunculus fluitans*) und die Farne.

- *Ranunculus fluitans*; Epidermis [Cutter, E.G. 1978: 10.8]

### **Zellwand und Cuticula**

Die Außenwand der Epidermiszellen ist meist dicker als die Radial- oder die Innenwand. Durch dicke Sekundärwände bleibt oftmals nur ein kleines Lumen übrig (z.B. bei *Pinus nigra*).

- *Pinus nigra*; Nadelquerschnitt
- Beispiele unterschiedlicher Wanddicken der Epidermis (Troll, W. 1973: 228)

Die Radial- und Innenwände haben meist primäre Tüpfelfelder (ebenso die Außenwände). Plasmodesmen finden sich jedoch nur in Radial- und Innenwänden. In den Außenwänden können sich sog. "Ektodesmen" befinden, ihre plasmatische Natur ist allerdings bislang nicht bewiesen.

Die Cuticula bedeckt die gesamte Epidermis, anscheinend manchmal auch das Apikalmeristem und die Wurzelhaube. Sie steht durch die Stomata mit der inneren Cutinschicht in Verbindung.

(Tafelzeichnung) *Agave americana*, Cuticula (Wattendorff, J. 1980: 1)

Die gesamte cutinhaltige Auflage auf der eigentlichen Cellulosewand der Epidermiszellen bezeichnet man als Cuticularmembran (s. Wattendorff 1980). Sie gliedert sich in die eigentliche Cuticula und die darunterliegende Cuticularschicht.

Die Cuticula zeigt einen lamellaren Aufbau aus sich abwechselnden Wachs- und Cutinschichten.

Die darunterliegende Cuticularschicht besteht ebenfalls aus Cutin und Wachsen, sie enthält aber auch Polysaccharide in submikroskopischen Fibrillen, die Transportwege für Wasser und darin gelöste Stoffe darstellen. Die Verteilungsdichte dieser Fibrillen nimmt nach innen hin zu. Im Alter kann die Cuticularschicht von innen her verdickt werden. Im TEM erscheint sie homogen.

- *Plantago major*; Epidermiszellwand [Cutter, E.G. 1987: 4.10]

Zwischen den cutinhaltigen Schichten (= Cuticularmembran) und der Zellwand befindet sich besonders reichlich Pektin.

Die Skulpturierung der Cuticula bildet die sog. Sekundärskulptur. Diese kann glatt oder gefaltet sein und kann insgesamt Streifen- oder Netzmuster bilden.

- *Viscaria vulgaris* (mikropapillat), *Thelocactus bicolor*, *Anthemis tinctoria* (Falten), *Aztekium ritteri* (Samenschale mit Falten), Sekundärskulptur [Barthlott, W. 1981: 5-8]

### **Epicuticulare Wachse**

Auf die Cuticula können zusätzlich epicuticulare Wachse aufgelagert sein. Sie bilden die sog. Tertiärskulptur (Barthlott & Ehler, 1977, Amelunxen, Mergenroth & Picksack, 1977). Die Wachse können Granula, Filamente oder Schuppen bilden oder die Cuticula als geschlossene Schichten überdecken.

- *Humulus lupulus*; Blattoberfläche [Cutter, E.G. 1978: 7.12]
- *Pelargonium* sp. u. *Pisum* sp.; Wachsausscheidungen der Cuticula [Esau, K. 1969: Taf. 24]
- *Saccharum officinarum*; Wachsstäbchen auf dem Blatt [Strasburger 109]

Epicuticulare Wachsschichten können eine beträchtliche Dicke erreichen, so dass die Wachse technisch genutzt werden können.

Bei *Klopstockia cerifera* bis 5 mm (andine Wachspalme) dicke Wachsschichten.

*Copernicia cerifera* (Carnaubapalme) liefert Carnaubawachs. Die Carnaubawachspalme oder Brazilian Wax Palm (Arecaceae) ist in Nordbrasilien beheimatet. Sie besitzt eine Höhe von bis zu 15m und bildet bis 2m lange Fächerblätter. Das Wachs wird besonders an jungen Blättern als Transpirationsschutz in Form feiner Schuppen ausgeschieden. Zur Gewinnung des Wachses werden in der Trockenzeit im Abstand von 2 Monaten je 6-8 Blätter abgeschnitten. Beim Trocknen lockern sich die Wachsschuppen und werden durch Klopfen und Schaben gewonnen. Pro Blatt gewinnt man so 5-8g, pro Baum und Jahr 120-160g Wachs. Eine maschinelle Entwachsung bringt einen höheren Ertrag. Das Wachs wird durch Kochen in Wasser gereinigt. Es dient zur Kerzenherstellung, zum Glätten von Papier, und wird als Beimischung für Polier- und Bohnerwachs verwendet.

### **Lebensdauer**

Die Epidermis der Achse ist meist sehr kurzlebig; in einigen Fällen folgt sie aber der Sprossverdickung durch Dilatationswachstum, so bei *Sassafras officinale* (Beispiel nach Jurzitza 1987), und bei den sukkulenten Kakteen und Sukkulente aus anderen Pflanzenfamilien.

- *Sassafras officinalis*; Endodermisdilatation [Jurzitza, G. 1987: 9]

Bei *Acer striatum* (De Bary 1877) kann die Epidermis bis 20 Jahre lang mitwachsen, wobei der Stamm einen Durchmesser von 20 cm erreicht.

Bei vielen Früchten (z.B. dem Apfel) wächst die Epidermis ebenfalls bis zur Fruchtreife weiter.

- Apfel (Frucht); Epidermisdilatation
- (Beispiel) *Cercidium torreyanum* (Caesalpinaceae) (Roth 1963; zit. nach Esau 1969: 110)

### 3.1.3 Das Grundgewebe

Die Benennung der unterschiedlichen Typen des Grundgewebes erfolgt im einzelnen nach der Funktion der Zellen, die selbstverständlich eng mit der Zellform und auch der physiologischen Differenzierung zusammenhängt.

#### (a) Parenchym

Ganz allgemein bezeichnet man das wenig spezialisierte Grundgewebe auch als Parenchym. Will man etwas genauer die Funktion bzw. die histologische Differenzierung des Gewebes kennzeichnen, kann man die folgenden Bezeichnungen verwenden.

#### Chlorenchym oder Assimilationsparenchym

Das Assimilationsparenchym oder Chlorenchym ist das "normale" Gewebe der Rinde. Die Zellen führen zahlreiche Chloroplasten und haben eine relativ dünne Zellwand sowie ausgedehnte Interzellularen.

- Retama raetam* (Fabaceae); Sprossquerschnitt [Fahn, A. 1974: 97]

#### Aerenchym

Besonders bei submers lebenden Pflanzenteilen (z.B. bei *Hippuris vulgaris* oder *Nymphaea sp.*, aber auch in den Blättern von *Juncus*) kommt es zu einer Vergrößerung der Interzellularräume. Solche Gewebe mit großen luftgefüllten Lakunen werden als Aerenchym bezeichnet.

- Clematis sp.*, Spross quer
- Juncus sp.*; Sternzellen im Mark
- Hippuris vulgaris*; Habitus
- Hippuris sp.*; Entstehung der Interzellularräume
- Nymphaea x daubenyana* (Seerose); Blüte
- Nymphaea sp.*; luftgefüllte Interzellularräume

#### Speicherparenchym

Sind die Zellen besonders stark mit Amyloplasten angefüllt, so spricht man von einem Speicherparenchym.

#### (b) Kollenchym

Das Kollenchym (Müller 1890) ist das Festigungsgewebe des primären Pflanzenkörpers. Es ist charakterisiert durch lebende Zellen mit ungleichen Primär-

wandverdickungen. Die Kollenchymzellen sind im Sprosslängsschnitt von gestreckter Form.

### Typen

Beim Ecken- oder Kantenkollenchym (angular collenchyma) sind die Zellwände besonders in den Ecken der Längswände verdickt (z.B. im Spross von *Coleus blumei* und *Cucurbita pepo*).

- Kollenchymtypen, *Cucurbita pepo* (a, Kantenkollenchym), *Sambucus nigra* (b, Plattenk.), *Monstera deliciosa* (c, Lückenk.), *Coleus blumei* (d, Kantenk.) [Jurzitza, G. 1987: 2]

Beim Plattenkollenchym (tangential collenchyma) zeigen die tangentialen Wände eine solche Primärwandverdickung (z.B. Schwarzer Hollunder, *Sambucus nigra*) in den periklinen Zellwänden.

Das Lückenkollenchym oder lacunare Kollenchym (meist in den deutschen Lehrbüchern nicht als eigener Typ aufgeführt) ist dadurch gekennzeichnet, dass im Bereich von Verdickungen, die etwa denen des Kantenkollenchyms entsprechen, besonders große Interzellularen gebildet werden.

Das sog. annulare Kollenchym (annular collenchyma) ist durch vollkommen abgerundete Zellumina gekennzeichnet. Man könnte diesen Kollenchymtyp, der in deutschen Lehrbüchern nicht vorkommt, als einen Spezialfall des Kantenkollenchyms auffassen.

### Verteilung

Das Kollenchym kann entweder nur in Einzelsträngen in der Achse verlaufen oder aber einen geschlossenen Ring bilden.

- (Tafelzeichnung) Kollenchymverteilung (siehe Metcalf, C.R., Chalk, L. 1983: 6.1)

Hierzu einige Beispiele. Beim Fenchel (*Foeniculum officinale*, Apiaceae) bildet es subepidermale Stränge oberhalb der Leitbündel, beim Efeu (*Hedera helix*, Araliaceae) einen geschlossenen subepidermalen Ring, bei *Piper carpubunya* (Piperaceae) einen ebenfalls geschlossenen Ring in tieferen Schichten der Rinde, bei *Medicago sativa* (Luzerne, Lamiaceae) subepidermale Stränge oberhalb der Leitbündel und zusätzlich "Kappen" auf den Leitbündeln und bei Podostemonaceae die Leitbündel umgebende, geschlossenen Scheiden.

- *Salvia pratensis*; Achsenquerschnitt mit Kollenchym in den Stengel"anten"

### (c) Sklerenchym

Das Sklerenchym ist ein Gewebe aus in ausdifferenziertem Zustand toten Zellen, die mehr oder minder gestreckt sind. Sie bilden eine Sekundärwand aus, die teilweise verholzt sein kann. Im Gegensatz zu den plastisch verformbaren Zellen des Kollenchyms sind die Zellwände des Sklerenchyms elastisch.

Die Ausnahmen von dieser Charakterisierung sind folgende: im Holz kommen lebende Fasern vor, und Parenchymzellen kann nachträglich verholzen (sklerifizieren).

Zum Sklerenchym zählt man Zellen recht unterschiedlicher Form, nämlich Fasern, Fasersklereiden und Sklereiden.

### **Fasern**

- Wachstum und Differenzierung primärer Phloemfasern [Esau, K. 1969: 62]

Fasern sind langgestreckte, sog. prosenchymatische Zellen. Die Fasern der Primären Achse wachsen zunächst symplastisch und danach intrusiv in die Länge. Sie erreichen dadurch eine größere Länge als die sekundären Fasern derselben Pflanze, da diese in Regionen entstehen, die nicht mehr dem Streckungswachstum unterliegen. Diese Fasern verlängern sich nach ihrer Entstehung aus den Fusiforminitialen nur noch durch intrusives Wachstum (Beispiel: Hanf, *Cannabis sativa*; Länge der primären Fasern 13 mm, der sekundären 2mm).

Noch während des intrusiven Wachstums der Spitzen beginnt im mittleren Teil der Fasern die Bildung von Sekundärwandlamellen, deren Bildung spitzenwärts fortschreitet. Hierbei erreichen nicht alle Lamellen die Zellspitze. Häufig ist eine typische Dreiteilung der Sekundärwand (S1 - S3).

- Sekundärwand von Steinzellen und Fasern [Esau, K. 1969: 10]

Allgemein kann man Fasern nach ihrer Lage einteilen in

- Xylemfasern
- Extraxyläre Fasern
  - primäre Rindenfasern
  - Perivascularfasern
  - Phloemfasern

In der primären Achse befindet sich oft ein mehr oder weniger geschlossener Zylinder aus extraxylären Fasern, der allerdings in seinem Entstehungsort verschieden sein kann. Die Typen der extraxylären Fasern gehen dabei kontinuierlich ineinander über, eine klare Abgrenzung ist daher eigentlich nicht möglich. Dies mag an folgenden Beispielen deutlich werden:

#### 1.) hypodermal

Bei einigen Pflanzen, so nach Thielke (1957) bei *Carex* sp., entsteht durch Periklinalteilung der Epidermiszellen eine hypodermale Sklerenchymschicht.

#### 2.) Sklerenchymzylinder unterhalb der Epidermis in der Primären Rinde

Bei Monokotyledonen entsteht oft direkt unter der Epidermis ein geschlossener, im Querschnitt längsgerippter Sklerenchymzylinder. Teilweise besteht dieser Zylinder aus einzelnen Fasergruppen, welche durch sklerifizierte Rindenzellen (= Steinzellen, s.u.) miteinander verbunden sind.

- Triticum sp., Sklerenchym

3.) als geschlossener Ring außerhalb des Phloems, aber noch innerhalb einer Stärkescheide:

Bei *Aristolochia* entsteht der geschlossene Sklerenchymring in der Primären Rinde, deutlich außerhalb des Phloems aber noch innerhalb einer Stärkescheide. Diese Fasern werden deshalb auch manchmal als Perizykelfasern bezeichnet.

- Aristolochia sp., sekundäre Achse

4.) Phloem und Fasern aus dem gleichen Meristem

Bei *Pelargonium* entsteht der Sklerenchymring noch weiter im Zentrum der Achse. Phloem und Fasern gehen hier aus dem gleichen Meristem hervor, weshalb hier eigentlich nicht angegeben werden kann, ob es sich hier um Rindenfasern oder um Phloemfasern handelt. Diese Unterscheidung ist damit wenigstens für diesen Fall unsinnig.

- Pelargonium sp.; Fasern der Primären Achse

5.) "Primäre Phloemfasern"

Auch beim Flachs (*Linum usitatissimum*, Linaceae) kann man nicht exakt angeben, ob die Fasern ontogenetisch zur Rinde oder zum Phloem gehören.

- Linum usitatissimum* (Flachs); primäre Phloemfasern (9 - 70 mm lang) [Esau, K. 1969: 61]
- Linum usitatissimum*; Entwicklung der Primären Phloemfasern [Esau, K. 1969: 60]

Als weitere Beispiele für Pflanzen, deren Fasern der Primären Achse wirtschaftlich genutzt werden seien

- die Ramiepflanze (*Boehmeria nivea*, Urticaceae),
- der Dekkanhanf-Pflanze (*Hibiscus cannabinus*, Malvaceae) und
- die Jute (*Corchorus capsularis*, Tiliaceae) genannt.

Der technische Begriff der Faser bezeichnet hier einen ganzen Faserstrang. Die technischen Fasern können (z.B. bei der Jute) eine Länge von bis zu 3 m erreichen. In allen Fällen handelt es sich dabei mehr oder weniger um "Phloemfasern". Die Länge der einzelnen Faserzellen reicht von ca. 5 - 55 mm beim Hanf bis zu 50 - 250 mm bei *Boehmeria*.

- Boehmeria nivea* (Ramie, Urticaceae); Habitus, Fasern 5 - 55 mm lang
- Hibiscus cannabinus* (Rosselahanf, Malvaceae); Habitus
- Hibiscus cannabinus* (Rosselahanf, Malvaceae); Blüte
- Hibiscus sabdariffa* (Dekkanhanf od. Kenaf, Malvaceae); Habitus [Brücher, H. 1977: III.9]

- *Hibiscus sabdariffa* (Dekkanhanf od. Kenaf, Malvaceae); *Hibisci flos* [Droge 44]
- *Corchorus olitorius* (Langkapsel-Jute, Tiliaceae); Habitus
- *Corchorus capsularis* (Rundkapsel-Jute, Tiliaceae); Habitus, Fasern 50 - 250 mm lang

Die Fasern der genannten Pflanzen werden durch eine sog. Rotte oder Röste gewonnen. Bei der Wasserröste, die beim Lein, dem Flachs und bei der Jute angewandt wird, werden die geernteten Pflanzen für mehrere Tage in Wasser eingelegt. Bei diesem Vorgang werden die Mittellamellen durch pektinzehrende Bakterien und Pilze zerstört und der Zellverband dadurch aufgelöst. Die Rotte wird abgebrochen, bevor die Zellen der Faserbündel voneinander getrennt werden. Bei der Nessel (*Urtica dioica*, Urticaceae) kann der Zellverband nur durch Kochen in Laugen zerstört werden. Man nennt diesen Vorgang chemische Röste.

- *Corchorus* sp. (Jute, Tiliaceae); Wasserröste

### **Fasersklereiden**

Als Fasersklereiden werden solche Sklerenchymzellen bezeichnet, die sich weder genau als Fasern oder genau als Sklereiden bezeichnen lassen. Es handelt sich also um einen "Übergangsbegriff".

### **Sklereiden**

Sklereiden schließlich sind kürzere sklerifizierte Zellen. Die Definition, nach der Sklereiden durch eine sekundäre Verdickung bzw. Verholzung zunächst parenchymatischer Zellen entstehen, erwies sich als nicht haltbar (s. Esau 1969 p. 160). Die Sklereiden werden benannt nach Form, Größe und Wandbeschaffenheit.

Im primären Spross finden sich fast nur die sog. Brachysklereiden oder Steinzellen. Bei *Aristolochia siphon* (Aristolochiaceae) werden die Lücken im beim Dilationswachstum zerrissenen Sklerenchym von Parenchym aufgefüllt, welches später verholzen kann.

- *Aristolochia siphon*; sekundärer Spross quer; sklerifizierte Parenchymzellen

Auf die restlichen Typen der Sklereiden wird bei der Behandlung des Blattes und/oder der Früchte einzugehen sein.

### **3.1.4 Interne Sekretionseinrichtungen**

Sekretion im strengeren Sinne ist die Abscheidung von Stoffen, die an der Pflanzenoberfläche irgendeine physiologische Funktion ausüben (z.B. Enzyme oder Nektar). Exkretion dagegen ist die Abscheidung von Stoffwechselabfallprodukten. Beide werden entweder in den Interzellularraum oder aber in Zellkompartimente abgegeben. Da Exkretion und Sekretion aber nicht scharf zu trennen sind, sei hier Sekretion als übergeordneter Begriff verwendet (s. Esau 1969: 226).

Intrazelluläre Exkretabscheidung: Die Produkte liegen direkt im Zytoplasma oder in Organellen. Beispiel: Kautschukpartikel in Milchröhren.

Intrazelluläre Exkretausscheidung: Die Produkte verlassen den Protoplasten, nicht aber die Zelle. Beispiel: Ausscheidung von ätherischen Ölen bei Araceae, Zingiberaceae, Piperaceae u.a. in extraplasmatische Taschen, den sog. Ölbeuteln. Ebenso gehört hierzu der Transport von Ausscheidungsprodukten in die Vakuole.

Granulocrine Ausscheidung: Die Sekrete werden nach der Bildung in Zytoplasma oder Organellen in Vesikeln transportiert, die vom ER, dem Dictyosom oder dem Vacuom gebildet werden. Sie wandern dann von Membranen umhüllt an die Zelloberfläche und werden durch Extrusion freigesetzt. Beispiel: viele Stoffe werden so sezerniert.

Eccrine Ausscheidung: Die Substanz wird direkt durch die Plasmalemma nach außen abgegeben. Beispiel: ein Teil der Zellwandsubstanzen, Nektar p.p., Wasser bei der Guttation.

Holocrine Ausscheidung: Die Substanzen werden durch Auflösung ganzer Zellen (= lysigen) frei. Beispiel: lysigene Exkretäume der *Citrus*-Arten.

Tab.1: Zellulären Mechanismen der Sekretion (nach Ziegler in Strasburger 1983: 370)

### (a) Sekreträume

Sekreträume sind schizogen, lysigen oder schizolysigen entstehende Interzellularräume, die mit Sekreten angefüllt sind.

Schizogen entstehen sie durch Auseinanderweichen der Zellwände an der Mittellamelle, wie bei der Entstehung der Interzellularen. So besteht auch ein kontinuierlicher Übergang von normalen Interzellularen bis hin zu den Sekreträumen. Bei *Lysimachia*, *Myrsine*, *Ardisia* wird harziges Material in normale Interzellularen entlassen.

Rundliche Sekreträume findet man z.B. bei den Myrtaceae (*Eucalyptus*), den Burseraceae (*Boswellia sacra*, Weihrauch), Fabaceae, Rutaceae, Myoporaceae und Hypericaceae.

- Eucalyptus* ssp.; Entstehung von Öldrüsen [Cutter, E.G. 1978: 11.15]
- Myrthus communis*; Sekreträume im Blatt

Langgestreckte Sekreträume haben z.B. die Anacardiaceae, Araliaceae, Asteraaceae, Apiaceae. Harzgefüllte Sekreträume wie die der Koniferen werden als Harzkanäle bezeichnet.

- Pinus resinosa* u. *Citrus* sp.; Harzkanal und Sekretraum [Cutter, E.G. 1978: 11.14]

Die Sekrettropfen entstehen in den Epithelzellen der Harzkanäle und gelangen später in den Sekretkanal.

Lysigene Sekretbehälter entstehen durch Auflösen von Zellen, welche in ihrem Innern das Sekret bilden (z.B. *Citrus*).

- *Citrus sinensis*; Frucht

Bei den schizolysigenen Sekretbehältern erfolgt die Auflösung zuerst schizogen, dann lysigen. Beispiele für diesen Mechanismus sind die Sekretgänge der Mango (*Mangifera indica*, Anacardiaceae) und die Sekreträume der Weinraute (*Ruta graveolens*, Rutaceae).

- *Ruta graveolens*; Habitus

### **(b) Milchröhren**

Milchröhren sind Zellen oder Reihen von miteinander verschmolzenen Zellen, die flüssigen Milchsaft enthalten.

- *Ficus religiosa*; gegliederte Milchröhre [Jurzitza, G.1987: 55]

Der Milchsaft enthält

- in Lösung: Kohlenhydrate, Organische Säuren, Alkaloide,
- dispergiert: Terpene, Öle, Harze, Gummi,
- Organellen: z.B. Stärkekörner bei *Euphorbia*
- Enzyme: z.B. Papain bei *Carica papaya*.

Der Milchsaft stellt also lebendes Zytoplasma dar und keinen toten Vakuolensaft. Folgende Beobachtungen belegen dies. So wurde bei *Papaver* in vitro innerhalb von 10 Minuten markiertes Tyrosin in 3 Alkaloide eingebaut. Bei *Ficus carica* konnte man die Synthese von Gummipartikeln im Zytoplasma beobachten.

Auch hier gibt es zwischen "normalen" milchsaftführenden Zellen (*Parthenium argenteum*) und den gegliederten und schließlich den ungegliederten Milchröhren alle Übergänge. Schizogene Kanäle können ebenfalls Milchsaft enthalten.

Bei ca. 12.500 Arten in 900 Gattungen (Van Die 1955; zit. nach Esau 1969) findet man Milchsaft.

Gegliederte Milchröhren entstehen aus einer Kette von Zellen, deren Querwände entweder vollständig erhalten sein können, oder perforiert (*Nelumbo* mit einfacher Durchbrechung) oder vollständig aufgelöst sein können. Die verschiedenen Milchröhren einer Pflanze können miteinander in Kontakt treten (anastomosierend) oder nicht (nicht-anastomosierend).

- *Allium sativum*; ungegliederte nicht anastomosierende Milchröhren [Esau, K. 1969: 93]
- *Hevea brasiliensis* (Parakautschuk); gegliederte anastomosierende Milchröhren [Rudall, P. 1987: 24 - 27]

- *Lactuca serriola*, gegliederte anastomosierende Milchröhren (a, b) und *Nerium oleander*, ungegliederte verzweigte Milchröhren (c-e) [Esau 1969: Taf. 46]

Beispiele:

gegliedert nicht-anastomosierend

- Liliaceae: *Allium*
- Convolvulaceae: *Ipomoea*, *Convolvulus*, *Dichandra*
- Papaveraceae: *Chelidonium*
- Sapotaceae: *Achras* (z.B. *Achras zapota*, Breiapfel), *Palaquium* (Guttapercha)
- Musaceae: *Musa*

gegliedert anastomosierend

- Euphorbiaceae: *Hevea brasiliensis* (Parakautschuk), *Manihot glaziovii* (Cerakautschuk).
- Cichoriaceae: *Cichorium*, *Lactuca*, *Scorzonera* (*S. tau-saghyz* zur Kautschukgewinnung), *Taraxacum* (z.B. *T. kok-saghyz* zur Kautschukgewinnung)
- Campanulaceae:
- Lobeliaceae:
- Caricaceae: z.B. *Carica papaya*
- Papaveraceae: *Papaver*, *Argemone*

Ungegliederte Milchröhren entwickeln sich aus Einzelzellen, welche durch ständiges Spitzenwachstum röhrenförmig werden, wobei sie sich verzweigen können. Eine Fusion (= Bildung von Anastomosen) mit anderen Milchröhren erfolgt meist nicht. Die Milchröhren sind vielkernig.

- *Nerium oleander*; ungegliedert verzweigte Milchröhren [Esau, K. 1969: 94]
- *Euphorbia pugniformis* (7) und *Monadenium ellenbeckii* (8); Milchröhren [Rudall, P. 1987: 7, 8]
- *Euphorbia lathyris*; Anbau zur Milchsafthgewinnung [Calvin, M. 1987: 3]

Beispiele:

ungegliedert verzweigt

- Apocynaceae: *Nerium oleander* (28 Zellen)
- Euphorbiaceae: *Euphorbia* (12 Initialen)
- Asclepiadaceae: *Asclepias*, *Cryptostegia*
- Moraceae: *Ficus* (*F. elastica*, Assamkautschuk), *Maclura*

ungegliedert nicht-verzweigt

- Apocynaceae: *Vinca*
- Urticaceae: *Urtica*
- Cannabinaceae: *Cannabis*

In der Achse sind die Milchröhren meist mit dem Phloem assoziiert (z.B. bei *Lactuca serriola*, Asteraceae), oder sie sind über den ganzen primären Spross verteilt (z.B. bei *Nerium oleander*, Apocynaceae).

- *Lactuca serriola* (a) und *Nerium oleander* (b); Verteilung der Milchröhren im Primären Spross [Esau, K. 1969: 96]

### (c) Sekretzellen

Zellen, welche sich mehr oder weniger vom Parenchym unterscheiden, können viele unterschiedliche Substanzen enthalten, Balsame, Harze, Öle, Gerbstoffe, Schleime, Gummi, oder Kristalle. Unterscheiden sich die Zellen auffällig vom umgebenden Gewebe, so bezeichnet man sie auch als Sekretidioblasten.

- *Umbellularia* (Lauraceae); Blatt mit Öl in einem intrazellulären Kompartiment [Esau, K. 1969: Taf. 71]
- *Impatiens* (Kronblatt; Rhabdidioblasten), s.o.

## 3.1.5 Das Leitgewebe

Das Leitgewebe der primären Achse differenziert sich aus dem Prokambium. Diejenigen Elemente des Leitgewebes, die sich während der Achsenstreckung differenzieren und auch ihre Funktion aufnehmen, bezeichnet man als "Protoelemente" (Protoxylem und Protophloem), diejenigen Elemente, die sich während des Streckungswachstums zwar schon differenzieren, aber erst danach in Funktion treten als "Metaelemente" (Metaxylem und Metaphloem).

- F *Ranunculus repens*; Leitbündel

### (a) Das Xylem

(Xylon = Holz, Nägeli 1885; auch Hadrom oder Holzteil)

Da das Xylem bei Fossilien stets gut erhalten ist, kommt den Elementen eine besondere Bedeutung bei der phylogenetischen Interpretation zu. Diese Bedeutung wird unterstrichen durch die Bezeichnung Tracheophyten für die Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen (Cheadle 1956).

#### Leitelemente

Das Xylem besteht aus den Leitelementen Tracheiden und Tracheen, sowie den Fasern und Parenchymzellen.

Tracheiden sind nicht-perforierte Leitelemente. Es sind langgestreckte, im ausdifferenzierten Zustand tote Zellen, die untereinander durch Tüpfel verbunden sind. Sie stellen die phylogenetisch ältesten Leitelemente dar und haben sich wahrscheinlich mehrfach in der Evolution zu Tracheengliedern entwickelt.

Die Tracheenglieder sind also phylogenetisch jünger. Sie sind ebenfalls ausdifferenziert tot. Sie stehen untereinander durch Perforationen in den mehr oder

weniger schräg gestellten Endwänden (= Perforationsplatten) in Kontakt und bilden dadurch die Tracheen oder Gefäße. An den Stellen der späteren Perforationen bleibt während der Ontogenie die Wand frei von Sekundärwandmaterial. Sie ist hier meist durch Quellung der Interzellulärsubstanz dicker und löst sich dann auf.

Tracheiden und Tracheenglieder haben charakteristische Sekundärwandverdickungen. Bei den Protoxylemtracheiden sind diese ring- (annular) oder schraubenförmig (helicoid), da sie sich im noch streckenden Gewebe befinden. Im Metaxylem sind die Verdickungen, wie auch die der Tracheenglieder netzförmig (reticulat), oder die Sekundärwand ist lediglich von Tüpfeln durchbrochen. Die Anordnung der Tüpfel untereinander kann bei Tracheen und Tracheiden leiterförmig (scalariform), opponiert ("gegenständig") oder alternierend ("auf Lücke") sein.

- Entstehung der Perforation einer Trachee (Esau, K. 1969: 68)
- Aristolochia sp.; Proto- und Metaxylem längs [Esau, K. 1969: 69]
- Intertracheale und -tracheidale Tüpfelung [Esau, K. 1969: 14]

## **Fasern**

### **Parenchym**

Als weitere Elemente des Xylems sind die aus Tracheiden entstandenen Fasern und die Parenchymzellen zu nennen.

### **Transversale Xylemdifferenzierung**

Ein Leitbündel wird als endarch bezeichnet, wenn die Protoxylemelemente bezogen auf den Achsenquerschnitt am Innenrand des Leitbündels liegen wie etwa bei den Leitbündeln der Angiospermenachsen. Die Entwicklung ist zentrifugal bzgl. des Achsenquerschnittes.

Ein Leitbündel wird als exarch bezeichnet, wenn die Protoxylemelemente außen liegen wie bei der Angiospermenwurzel. Die Entwicklung ist zentripetal bezogen auf den Achsen- bzw. Wurzelquerschnitt.

Mesarche Leitbündel haben ihr Protoxylem im Zentrum, die Entwicklung schreitet also bezüglich des Leitbündelquerschnittes in zwei oder mehrere zentrifugale Richtungen fort. Diesen Entwicklungsmodus kann man bei den Pteridophyten beobachten.

(Tafelzeichnung) exarche, endarche und mesarche Leitbündel

- Asparagus sp.; Proto- und Metaxylem [Esau, K. 1969: 108]

## **(b) Das Phloem**

Die Bezeichnung Phloem stammt von Nägeli (1858). Im Deutschen sind auch die Bezeichnungen Leptom und Siebteil gebräuchlich.

## Siebröhrenelement und Geleitzelle

Die Siebelemente wurden entdeckt von Hartig (1837). Die Siebelemente stehen über mit spezialisierten Tüpfeln (= Siebporen) versehene Siebplatten miteinander in Verbindung und bilden so die Siebröhren. Die Siebplatten sind entweder einfach oder aus mehreren Siebfeldern zusammengesetzt.

Bei den Angiospermen grenzen die Siebröhrenelemente an sog. Geleitzellen, beide Zellen entstehen durch inäquale Teilung aus einer gemeinsamen Mutterzelle.

- Nicotiana tabacum*; zusammengesetzte Siebplatte [Esau, K. 1969: 80]
  - Cucumis* sp.; Leitbündel
  - Cucumis* sp.; Phloem mit Siebplatte
- (Tafelzeichnung) Ontogenie, Entstehung der Siebröhre und der Geleitzelle
- Cucurbita maxima* [Fahn 1974: 56]

Zytologisch sind die Siebelemente durch Prozesse charakterisiert, die man mit dem Begriff der selektiven Autophagie beschreibt.

- Der Kern wird aufgelöst, und die Steuerungsfunktion übernehmen die Geleitzellen, was man auch daran erkennt, dass beide Zellen zur gleichen Zeit absterben.
- Der Tonoplast wird aufgelöst.

An den gemeinsamen Kopfwänden entwickeln sich aus primären Tüpfelfeldern die typischen Durchbrechungen (Poren). An den Stellen von Plasmodesmata bilden sich sog. Calloselinsen ( $\beta$ -1,3 Glucose). Unter ihnen beginnt im Bereich der Mittellamelle die Bildung der Durchbrechung. Im Alter werden die Poren vollständig mit Callose verstopft, wobei auch die ganze übrige Wand mit einer Calloeschicht bedeckt werden kann.

(Tafelzeichnung) Siebröhrenelemente mit einfacher und zusammengesetzter Siebplatte, Siebfelder, Siebporen

(Tafelzeichnung) Bildung der Poren

- Robinia* sp. u. *Cucurbita* sp.; Entwicklung der Siebporen [Esau 1969: Taf. 39]

Besonders von systematischem Interesse sind die Plastiden. Sie lassen zwei Grundtypen erkennen. Die P-Typ Plastiden enthalten immer Proteinkörper und manchmal auch Stärke, die S-Typ Plastiden nur Stärke.

- Centrospermen mit P-Typ Plastiden [Behnke 1977: 19-22]
- Tilia americana* (S-Typ); Plastiden [Evert 1984: 8-10]

## Siebzellen

Bei den Gymnospermen findet man die sog. Siebzellen. Sie stehen untereinander durch Siebfelder an den sehr schrägen Wänden miteinander in Verbindung.

Die verbindenden Poren entstehen ohne Callosoleinse und stellen nur wenig erweiterte Plasmodesmakanäle dar.

Die Siebzellen werden von sog. Albuminzellen (= Strasburgerzellen) begleitet, die dieselbe Funktion wie die Geleitzellen der Angiospermen haben. Beide Zellen entstehen aber nicht aus einer gemeinsamen Initiale wie die Siehröhrenelemente und Geleitzellen der Angiospermen.

### **Albuminzellen (= Strasburgerzellen)**

Die Albuminzellen entsprechen funktionell den Geleitzellen, stehen aber mit den Siebzellen in keinem ontogenetischen Zusammenhang. Sie dienen der Aufladung der Siebzellen mit Assimilaten. Auch Strahlzellen können als Albuminzellen differenziert sein.

### **Fasern**

Wie oben unter Sklerenchym besprochen.

### **Parenchym**

Die Leitbündel sind oft von einer sklerenchymatischen Leitbündelscheide umgeben. Sie entsteht entweder ebenfalls aus dem Prokambium oder aber aus benachbartem Gewebe (sofern man dies überhaupt genau trennen kann).

### **(c) Differenzierungsrichtung**

Das Phloem differenziert sich in acropetaler Richtung aus dem Prokambium, das (Proto-) Xylem bidirektional von der Blattprimordienbasis aus in die Achse und in das Blatt hinein und zwar zeitlich nach der Differenzierung der ersten Siebröhren.

(Tafelzeichnung) Differenzierungsrichtung von Prokambium, Xylem und Phloem

### **(d) Leitbündeltypen**

Je nach Anordnung von Xylem und Phloem unterscheidet man verschiedene Leitbündeltypen.

Bei den kollateralen Leitbündeln stehen sich außen das Phloem und innen das Xylem gegenüber. Sie werden als offen bezeichnet, wenn sich zwischen ihnen ein Kambium befindet (bei den Dikotyledonen) und als geschlossen, wenn dies nicht der Fall ist (bei den Monokotyledonen).

Die bikollateralen Leitbündel besitzen auf der Innenseite des Xylems einen weiteren Phloembereich (z.B. *Cucurbita* sp.).

Bei den konzentrischen Leitbündel umgibt entweder das Xylem das Phloem konzentrisch (konzentrisch mit Innenphloem; = leptozenal, leptos = dünn; = perixylematisch) oder das Phloem das Xylem (konzentrisch mit Innenxylem; = hadrozentrisch, hadros = dick, stark; = periphloematisch). Leptozenale Leit-

bündel findet man bei den Monokotyledonen, hadrozentrische bei den Pteridophyten.

Bei den radialen (= zentralen) Leitbündeln stehen Phloem und Xylem nebeneinander auf "Radien". Es sind dies die typischen Leitbündel der Wurzel.

- Ranunculus repens; kollateral offenes Leitbündel
- Zeyra mays; kollateral geschlossenes Leitbündel
- Cucurbita pepo; bikollaterales Leitbündel
- Pteridium aquilinum; konzentrische Leitbündel mit Innenxylem
- Convallaria sp., konzentrisches Leitbündel mit Innenphloem
- Ranunculus repens, Wurzeleitbündel

### **(e) Leitbündelverlauf bei Dikotyledonen**

Bezüglich der räumlichen Anordnung findet man bei den Samenpflanzen drei verschiedene Leitbündelsysteme, nämlich das sog. offene, intermediäre und das geschlossene.

Beim offenen Leitbündelsystem wird der Spross von mehreren unabhängigen Leitbündeln durchzogen. Diese Anordnung findet man bei Pflanzen mit schraubiger Beblätterung häufig. Der intermediäre Typ ist häufig anzutreffen bei zweizeiliger Beblätterung. Nur jeweils zwei (oder mehrere) Leitbündel sind hier miteinander vernetzt. Das geschlossene Leitbündelsystem bildet ein Netzwerk von Leitbündeln. Dieser Fall ist bei gegenständiger Beblätterung häufig.

Die Evolution des Leitgewebesystems (bei Dikotyledonen und Gymnospermen) kann an Hand von fossilem Material der Progymnospermen (Archaeopteridatae) und der Lyginopteridatae rekonstruiert werden. Sie hat sich allem Anschein nach ebenfalls mehrfach in der Evolution vollzogen.

Die ursprünglichen Landpflanzen hatten ein im Zentrum der Achse liegendes Leitbündel mit einem zentralen Xylemteil (Protostele). Dieser war zunächst rund (Haplostele), dann aber im Querschnitt gelappt (Aktinostele). Unter Bildung eines Markes trennte sich dann das Xylem in einzelne Streifen auf. Die Abzweigung der Blattleitbündel (Blattspuren) erfolgte dabei zunächst weiterhin in direkter, radialer Richtung. Später zweigten die Blattbündel in tangentialer Richtung ab und bogen erst dann radial zur Blattbasis hin ab.

- offenes und geschlossenes Leitbündelsystem (Troll 1973: 273)
- Ranunculus repens; Achse quer
- Telomtheorie [Foster & Gifford 1974: 3-14]

### **(f) Leitbündelverlauf bei Monokotyledonen**

Bei den Dikotyledonen findet eine primäre Verdickung der Achse durch Teilungstätigkeit eines Mark- und/oder eines Rindenmeristems statt. Dabei ist das Wachs-

tum so abgestimmt, dass die in der Achse verlaufenden Leitbündel stets eine ringförmige Anordnung beibehalten.

Die meisten Monokotyledonen zeigen eine mehr oder weniger zerstreute Leitbündelanordnung. Diese wurde früher als "Atactostele" bezeichnet, und man erkannte lange Zeit keine "Ordnung" im deren Leitbündelverlauf.

Kurz zusammengefasst kommt diese scheinbar regellose Leitbündelverteilung dadurch zustande, dass sich erstens noch während der Achsenverdickung die Blätter mit ihren Basen um die Achse herum verbreitern und zweitens dabei an ihren Flanken neue Leitbündel anlegen. Während dieses Umgreifens verdickt sich der Sprossscheitel primär (primäres Verdickungssystem = PTM - primary thickening meristem).

Besonders gut ist der Leitbündelverlauf untersucht bei der Palme *Rhapis excelsa* (Arecaceae). Jedes Leitbündel Stamm zeigt im Stamm in Längsrichtung einen ondulierenden Verlauf. Die zuerst angelegten Leitbündel aus der Mittenregion eines jeden Blattes ("Hauptleitbündel") verlaufen hierbei bis weit ins Zentrum der Achse, während die später an der Blattperipherie angelegten Bündel ("Nebenleitbündel") nur wenig zur Achsenmitte vorstoßen. Dieser Unterschied ist einfach durch den Wachstumsmodus von Achse und Blatt zu erklären. Die "Hauptleitbündel" werden nämlich zu einer Zeit angelegt, wo das Blatt noch jung ist und die Sprossspitze noch relativ schmal ist. Da sich die Achse schon verdickt, während sich das Blatt noch an seiner Basis die Achse umgreifend verarbeitet und dabei weitere "Nebenleitbündel" bildet, verlaufen diese später angelegten Bündel weiter in der Peripherie.

Die großen "Haupt"-Leitbündel teilen sich in Längsrichtung nur relativ selten, die "Neben"- Leitbündel öfter in ein Achsenleitbündel und ein in das Blatt einziehende Blattleitbündel. Die sog. Blattkontaktdistanz der "Hauptleitbündel" ist also grösser als die der "Nebenleitbündel".

Alle Leitbündel in der Achse sind durch sog. Brückenbündel miteinander vernetzt. Bezogen auf den Querschnitt zeigen alle Bündel einen schraubigen Verlauf.

In der äußeren Peripherie der Achse verlaufen noch sog. (nicht-leitende) Faserbündel, die aber mit den inneren Bündeln in keinem Kontakt stehen. Sie enden blind in der Achse.

Insgesamt besitzt die Achse also ein inneres und ein äußeres Leitbündelsystem, welche beide unabhängig voneinander sind. Dieser dizyklische Bau des Monokotyledonenleitbündelsystems wurde schon von Gouillaud (1878) an *Acorus calamus* (Araceae) entdeckt. Der ondulierende Längsverlauf der Bündel wurde zum ersten Mal von v. Mohl (1824) beschrieben.

Bei anderen Monokotylenfamilien liegt zwischen dem zentralen und dem corticalen System noch eine "Zwischenzone". Diese ist als Leitbündelgeflecht, Sklerenchym oder meristematische Zone differenziert und geht aus der meristematischen Kappe im Sprossscheitel hervor, in der sich auch die Prokambiumstränge differenzieren.

- Bibliographische Evolution des Leitgewebes der Monokotyledonen (Tomlinson 1970: ??)  
(Tafelzeichnung) Leitbündelverlauf und -bau bei *Rhapis*

## 3.2 Der Sekundäre Bau

### 3.2.1 Das Kambium

Das Kambium verläuft als geschlossener Zylinder in der Sprossachse und erzeugt nach innen sekundäres Xylem (= Holz) und nach außen sekundäres Phloem (= Bast). Ein solches, nach zwei Seiten Zellen produzierendes Kambium nennt man dipleurisch. Topographisch gesehen ist das Kambium ein Lateralmeristem.

Im primären Zustand der Achse besteht wohl bei allen Dikotyledonen das Leitgewebesystem aus einzelnen Bündeln. Hieraus bildet die Pflanze einen geschlossenen Meristemzylinder, das Kambium. Von der Entstehung her ist es also heterogen. Der sog. faszikuläre Teil des Kambiums ist ein primäres Meristem (Restmeristem) und der interfaszikuläre Teil ein sekundäres Meristem.

Nach gängiger Lehrmeinung gibt es eine einzige Initialenschicht, was nicht ausschließt, dass auch in den Kambiumderivaten noch weitere Teilungen auftreten können. Die sog. Fusiforminitialen bilden alle langgestreckten Zellen von Holz- und Bast, die Strahlinitialen die kürzeren Strahlzellen.

Der jahreszeitliche Aktivitätswechsel führt in den gemäßigten Breiten im Xylem zur Bildung von Jahresringen. Diese Jahresringe können zur archäologischen Altersbestimmung (Dendrochronologie) benutzt werden.

Bezüglich des Einsetzens des Sekundären Dickenwachstums kann man folgende Typen unterscheiden. Der Unterschied dieser in den Lehrbüchern dargestellten Typen ist allerdings äußerst gering. In allen Fällen handelt es sich darum, dass früher oder später durch Anlegung eines interfaszikulären Kambiums ein geschlossener Kambiumring entsteht. Der Unterschied liegt dabei also lediglich darin, wie gut und wie lange man die primären Bündel erkennen kann.

- *Aristolochia*-Typ: Bei vielen Lianen wie z.B. *Aristolochia* oder *Vitis* bleiben die breiten Markstrahlen in der Entwicklung lange erhalten. Dies begünstigt die Torsionsfähigkeit dieser Achsen. Man kann hier besonders deut-

lich die Bildung des Interfasciculärkambiums beobachten. Der Kambiumzylinder schließt sich ausgehend vom bestehenden Bündelkambium.

- *Ricinus*-Typ (auch Coniferen, *Prunus*): Beim sog. *Ricinus*-Typ, der bei den Coniferen oder z.B. bei *Prunus* (s. Esau 1969) vorkommt kann man zunächst ebenfalls einzelne Bündel unterscheiden. Sekundäre Gewebebildung setzt dann auf breiter Front ein, und es bleiben nur schmale, wenigzellige Strahlen von geringer Höhe übrig. Nach Jurzitza (1987) trifft dieser Typ allerdings für *Ricinus* selbst nicht zu; *Ricinus* verhält sich wie *Helianthus*.
- *Linum*-Typ (auch *Tilia*): Bei *Linum*, *Nicotiana*, *Veronica* und *Syringa* bildet schon das primäre Leitgewebe einen schon -fast- geschlossenen Zylinder.

Vergegenwärtigt man sich noch einmal das für die Stelenanatomie der Dikotyledonen wie der Coniferen gesagte, so wird klar, dass es sich bei den genannten drei Typen lediglich um graduelle Unterschiede handelt.

- Schema eines holzigen Stammes (Fahn, A. 1974: 5)
- Aristolochia brasiliensis*; Anlegung des interfasciculären Kambiums
- Typen des Zustandekommens eines geschlossenen Kambiumringes (Rauh 1950: 81)
- verwittertes Holz

### 3.2.2 Das Holz

Das Holz oder sekundäre Xylem muss in seiner Gesamtheit die Funktionen der Wasserleitung, der Festigung und der Speicherung erfüllen. Die im Holz vorhandenen Zelltypen sind hierzu in ihrem Bau einzeln in unterschiedlichem Maße angepasst.

### 3.2.3 Tracheiden

Tracheiden sind nichtperforierte Leitelemente des Holzes. Sie sind im ausdifferenzierten Zustand tot und stehen durch Hoftüpfel, vor allem in den Radialwänden, miteinander in Kontakt. Axiale Interzellularen sind in tracheidalem Gewebe selten.

Holz, bei welchem das leitende Gewebe ausschließlich aus Tracheiden besteht, findet man besonders bei den Gymnospermen.

Die Tracheiden haben idealerweise die Form eines 14 (-18 -22) - Flächners mit spatelförmigen Enden. Die Zellgröße reicht von ca. 0,5 - 11 mm. Die Zellen sind vor allem in den radialen Wänden getüpfelt, in den Tangentialwänden nur im Spätholz.

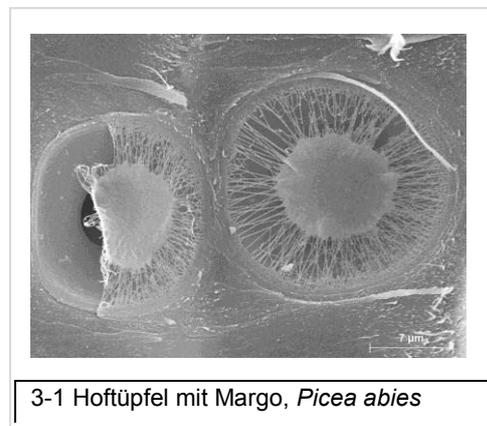
Die Form der Tüpfel ist kreisförmig oder oval. Die Tüpfel stehen einzeln, opponiert (im weitlumigen Frühholz von Pinaceae und Taxodiaceae) oder alternierend. Die alternierende Tüpfelung kommt bei den Araucariaceae vor und wird deshalb auch als araucarioid bezeichnet.

Ein Torus in den Hoftüpfeln fehlt meist in den Gattungen *Gnetum*, *Welwitschia*, *Cycas revoluta* und *Encephalartos*.

Lediglich aus Tracheiden bestehende Hölzer gibt es ebenso bei einigen Familien der Angiospermen, nämlich bei den Amborellaceae, Chloranthaceae, Tetracentraceae, Trochodendraceae und bei einigen Vertretern der Winteraceae.

Die Zellgröße liegt hier bei 0,7 - 6 mm, sie ist also kleiner als bei den Gymnospermen. Die Tüpfel sind meist kreisrund (circular) oder länglich scalariform (*Trochodendron* und *Tetracentron*). Sie stehen alternierend oder scalariform (Winteraceae); dies selten und oft am Ende, wo die Zellen sich überlappen. Ein Tüpfelkontakt erfolgt hier auch über die Jahresringgrenze hinweg.

- Pinus radiata*; Tracheiden [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 11]
- Larix decidua*; opponierte Tüpfelung im Frühholz [Braun, H.J. 1970: 6]
- Agathis australis*; alternierende Tüpfelung [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 17]
- Hoftüpfel (Esau 1969: 12)
- Drimys winteri*; Habitus
- Drimys winteri*; Holz [Jurzitza, G. 1987: 133]
- Drimys winteri*; Leitertracheiden (Jurzitza, G. 1987: 63)



### (a) Fasertracheiden

Fasertracheiden sind faserförmige Tracheiden, deren behöftete Tüpfel eine schräge, schlitzförmige Apertur besitzen. Sie stellen einen Übergang zwischen den typischen Tracheiden und den typischen Fasern dar.

Ihr Lumen ist enger als das der Tracheiden, und sie besitzen relativ dickere Wände. Als Ausnahme können die Fasertracheiden bei *Tamarix* oder *Tevorium* im ausdifferenzierten Zustand auch lebend bleiben.

- Ephedra californica*; Elemente des Holzes [Esau, K. 1969: 73]

(Tafelzeichnung) Hoftüpfel mit schräger Apertur

### (b) Fasern

Fasern (Libriformfasern) sind langgestreckte Zellen, deren Tüpfel keinen Hof haben. Die Aperturen der Tüpfel sind schlitzförmig schräg, wobei die beiden Aperturen eines Tüpfelpaares zueinander gekreuzt stehen.

Fasern haben im Übrigen recht unterschiedliche Zellwanddicken. Der Vergleich von "Eisenholz" (z.B. *Lophira procera*, Bongossi; 1,0 g/cm<sup>3</sup>) und von "Korkholz" (z.B. *Ochroma bicolor*, Balsaholz; 0,1 g/cm<sup>3</sup>) verdeutlicht dies. Während ihrer Entwicklung verlängern sich die Fasern durch intrusives Wachstum auf meist etwa das 4-fache der Initialenlänge (1,5 - 9,5 fache Verlängerung).

Fasergewebe ist als Stützgewebe in solchen Hölzern entwickelt, in denen das Gefäßsystem am weitesten entwickelt ist.

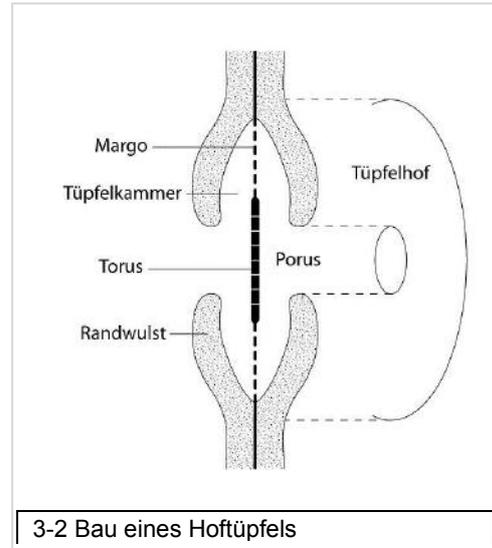
Folgende Sonderdifferenzierungen kommen vor: In einigen hochentwickelten Hölzern (z.B. *Acer pseudoplatanus*) gibt es lebende Fasern. Sie dienen der Stärkespeicherung und übernehmen die Funktion des hier fehlenden axialen Parenchyms.

Die sog. septierten Fasern sind oftmals nicht von einer Parenchymzellreihe zu unterscheiden. Die Septen entstehen nach der Sekundärwandbildung, bestehen nur aus der Mittellamelle und der Primärwand und sind nicht lignifiziert. Sie speichern Stärke und besitzen oftmals Kristalle in der Vakuole; ob sie phylogenetisch abgeleitet sind oder nicht, ist unklar.

- Beilschmedia tawa*; Tüpfelpaare von Fasern [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 19]
- Acer pseudoplatanus*; Holz quer mit lebenden Fasern
- Aristolochia brasiliensis*; Elemente des Holzes [Esau, K. 1969: 74]
- Lophira procera*, "Eisenholz" [Braun, H.J. 1970: 17]
- Ochroma bicolor*, "Korkholz" [Braun, H.J. 1970: 16]

### (c) Gefäßglieder

Gefäßglieder sind die Elemente der Tracheen oder Gefäße; sie bilden longitudinale Reihen, die zusammen ein Gefäßnetz bilden.



Sie sind unabhängig entstanden bei den Angiospermen, bei den Gnetales (Gymnospermen), bei einigen Farnen (z.B. Adlerfarn) und bei *Selaginella* (Moosfarn, Lycopodiatae) und *Equisetum* (Schachtelhalm).

In der Evolution der Gefäßglieder haben also wahrscheinlich folgende Prozesse stattgefunden:

- Verkürzung der Gefäßglieder
- Entwicklung von schrägen zu waagerechten Endwänden
- Entwicklung von multipler zu einfacher Durchbrechung

### **Perforationsplatten**

Bei der Differenzierung der Tracheenglieder aus den Fusiforminitialen des Kambiums bleiben die die Perforationen bildenden Kopfwände frei von Sekundärwandmaterial. Hier sind die Wände zunächst meist dicker durch Quellung der Interzellulärsubstanz. Später erfolgt die Bildung der Perforation(en) und die Auflösung des Protoplasten.

Die durchbrochenen Endwände der Zellen stellen die Perforationsplatten dar. Im primitiven Falle sind diese multipel und zwar scalariform oder reticulat, im abgeleiteten Zustand einfach. Bei wenigen Familien findet man eine sog. ephedroide, aus runden Hoftüpfeln hervorgegangene Perforation.

### **Gefäßliedlänge**

Bei dieser Entwicklung haben sich die Gefäße verkürzt.

### **intertracheale (und intertracheidale) Tüpfelung**

Im sekundären Xylem ist die gesamte Wand sekundär verdickt. Nur dort, wo die Leitelemente untereinander gemeinsame Wände haben, sind diese durch Tüpfel unterbrochen. Deren Anordnung ist entsprechend der phylogenetischen Entstehung aus schraubigen und netzförmigen Wandverdickungen zunächst leiterförmig (scalariform), im abgeleiteten Fall opponiert oder alternierend.

- *Griselinia littoralis*; reduzierte Tüpfel zwischen Gefäß und Faser (Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 27)
- *Rhopalostylis sapida*; reticulate Perforationsplatte (Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 28)
- *Gnetum* sp.; Gefäßdurchbrechungen (Muhammad, A.F., Sattler, R. 1982: 22-23)
- *Knightia excelsa*; einfache schräge Durchbrechung (Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 26)
- *Ulmus* sp.; einfache Durchbrechung, Ringwulst (Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 29)
- (Tafelzeichnung) Gefäßgliedlänge und -durchbrechung und Tüpfelanordnung der Leitelemente.
- intertracheale Tüpfelung (Metcalf, C.R., Chalk, L. 1983: Pl. 1)

### **sonstige Tüpfelung**

Zu Parenchymzellen werden einseitig behöft und teils sehr groß (Fenster-) Tüpfel (zu Strahlparenchymzellen) gebildet.

### **Anordnung**

Die Gefäße bilden ein Netzwerk, welches entweder nur die einzelnen Jahresringe (jahresringeigene Gefäßnetze) oder aber mehrere Jahresringe durchzieht (jahresringübergreifende Gefäßnetze).

- Gefäßnetz (Esau 1969: 77)

Entsprechend der physiologischen Anforderung eines schnellen Wassertransportes im Frühjahr bilden einige Hölzer besonders im Frühjahr eine große Anzahl von Gefäßen, die im Holz auch schon makroskopisch als ein Ring von kleinen Poren sichtbar sind. Solche Hölzer werden als ringporig den zerstreutporigen Hölzern gegenübergestellt.

- *Fagus* sp.; zerstreutporiges Holz quer
- *Quercus* sp.; ringporiges Holz quer

### **(d) Parenchym**

Parenchymzellen liegen meist in longitudinalen Reihen zwischen den Leitelementen. Sie werden zwischen den Tracheiden als paratracheidal, zwischen Fasern als interfibrillär und direkt an Tracheen als paratracheal bezeichnet. Bei abgeleiteten Hölzern werden die Gefäße vollständig von einer Scheide aus paratrachealem Parenchym eingehüllt.

- *Fraxinus excelsior*; parenchymatische Vollscheiden  
(Tafelzeichnung) Parenchymstehung und -anordnung

### **(e) Sekundäre Strahlen**

Sekundäre Strahlen entstehen allermeist durch inäquale Teilung einer langgestreckten Kambiuminitiale, wobei die sog. Kopfzelle entsteht. Durch weitere Unterteilung dieser Kopfzelle oder durch Hinzukommen weiterer Initialen entstehen mehrere Zellreihen übereinander. Durch radiale Teilungen können werden mehrzellreihige Strahlen gebildet werden.

Ein Teil der Strahlzellen kann bei einigen Gymnospermen tracheidal differenziert sein. Man spricht dann bezüglich der Zellart von heterogenen Strahlen im Gegensatz zu homogenen Strahlen.

- (Tafelzeichnung) sekundärer Strahl

### **(f) Verkernung**

Nicht alle Bereiche des sekundären Xylems bleiben während des Lebens eines Baumes funktionsfähig. Leitelemente verlieren früh ihre Funktionsfähigkeit, parenchymatische Zellen sterben später ab.

Als Splintholz bezeichnet man den äußeren, funktionsfähigen Teil des Holzes. Hierbei unterscheidet man manchmal noch zwischen dem Leitsplint (alle leitenden oder festigenden Elemente) und dem Speichersplint (= Parenchym).

Demgegenüber ist das Kernholz der Teil, in dem alle Zellen tot bzw. funktionsunfähig und dementsprechend strukturell oder chemisch verändert sind. Während des Vorganges der Verkernung gibt das Holz Wasser und Speicherstoffen ab und lagert dafür organischen Stoffen wie Öle, Gummi, Harze, Gerbstoffe, Farbstoffe (*Haematoxylon campechianum*) meist in die Zellwände ein. Auch anorganische Stoffe können eingelagert werden, so z.B. Calciumcarbonat bei *Ulmus minor* oder amorphe Kieselsäure beim Teakholz (*Tectona grandis*). Eine Dunkelfärbung des Holzes erfolgt meist durch Oxidationsprodukte der Gerbstoffe, die sog. Phlobaphene.

- *Acacia raddiana* und *Quercus boissieri*, Splint- und Kernholz (Fahn 1974: 158)
- *Haematoxylon campechianum*; Holz

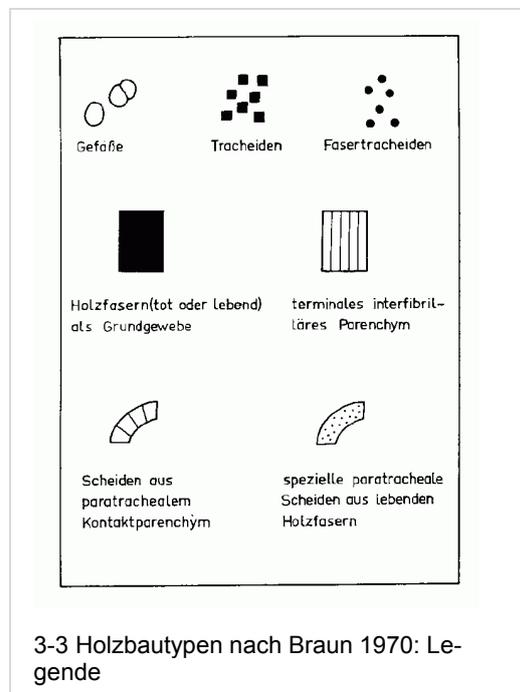
Anatomisch kommt es zum Verschluss der Tracheidentüpfel und zu einer Inkrustierung der Schließhäute mit Lignin und anderen Stoffen.

Die Tracheen können auch durch die sog. Thyllen verschlossen werden. Es sind dies Auswüchse von benachbarten Axial- und Strahlparenchym (= Füllzellen). Die Zellwände der Thyllen bleiben dünn oder bilden verholzte Sekundärwände (Skleriden) aus. Thyllenzellen können sich ihrerseits weiter teilen (unterteilte Thyllen).

- *Vitis vinifera*; Thyllenbildung (Esau, K. 1969: Taf. 37)
- *Robinia pseudacacia*; Thyllen [Fahn, K. 1974: 155]
- *Metrosideros robusta*; Thyllen im Querschnitt [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 47]
- *Metrosideros robusta*; Thyllen im Längsschnitt [Meylan, B.A., Butterfield, B.G. 1972: 48]

Das Ausmaß der Verkernung ist bei den Baumarten verschieden. Sie beginnt im Alter von 20 - 40 Jahre. Je nach Ausmaß und Verteilung von Splint- und Kernholzbereich im Holz kann man die Bäume auch bezeichnen als:

- Kernholzbäume (der Überwiegende Teil des Querschnitts wird vom Kernholzbereich einge-



nommen): Eibe, Kiefer, Lärche, Eiche, Edelkastanie, Robinie, Kirsche, Nussbaum, Mahagoni (*Swietenia mahagoni*), Palisander, Teakholz (*Tectona grandis*), Ebenholz (*Diospyros* sp.),

- Kernreifholz bäume: Esche, Ruster
- Reifholz bäume (kein farblicher Unterschied der beiden Bereiche; keine Imprägnierung des abgestorbenen Kernbereichs, daher oft durch Pilzbefall hohl): Birne, Feldahorn, Fichte, Linde, Rotbuche, Tanne,
- Splintholz bäume (keine Verthyllung oder Verkernung, überall gleicher Wassergehalt): Pappel, Bergahorn, Birke, Erle, Spitzahorn, Weißbuche.

### (g) Organisationsstufen des Holzes (nach Braun 1970)

#### Tracheidenstufe

Das Grundgewebe ist homogen. Es besteht aus Tracheiden, die mit Tüpfeln untereinander in Verbindung stehen. Bei *Pinus* erfolgt der radiale Transport über die Jahresringgrenze hinweg aber nur über die Quertracheiden der Holzstrahlen.

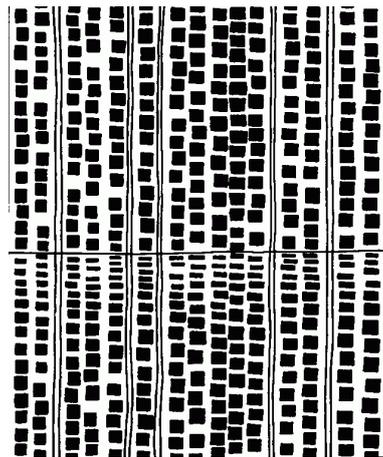
Parenchym kann vollständig fehlen (*Pinus* oder *Picea*) oder es kommt in einzelnen Zellen (diffuses paratracheidales P.) oder kleinen Aggregaten (diffus-aggregiertes paratracheidales P.) vor (*Podocarpus*, *Trochodendron*).

Die Funktionen der Leitung und Festigung wird in diesen Hölzern allein von den Tracheiden erfüllt.

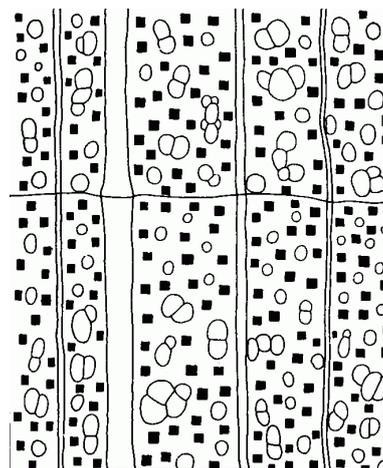
Beispiele: *Picea abies*, *Pinus nigra*, gefäßlose Angiospermen

#### Tracheiden-Gefäßstufe

Das Grundgewebe besteht aus (Faser-) Tracheiden, die untereinander mit Tüpfeln, auch über die Jahrenringgrenze hinweg, in Verbindung stehen. Sie haben meist den Charakter von Fasertracheiden. Typische Tracheiden befinden sich



3-4 Holzbautypen nach Braun 1970:  
Tracheidenstufe: *Picea abies*



3-5 Holzbautypen nach Braun 1970:  
Tracheiden-Gefäß-Stufe: *Fagus sylvatica*

nur an der Jahresringgrenze im Spätholz und stehen dort in Tüpfelverbindung mit Frühholztracheen.

Die Gefäße haben einen geringen Durchmesser und meist eine vielfach durchbrochene Perforationsplatten. Sie liegen verstreut und bilden jahresringeigene Netze.

Paratracheidales Parenchym kommt diffus und im Spätholz in wenigzelligen Aggregaten (diffus-aggregiert) vor. Paratracheales Parenchym begleitet in Einzelsträngen die Tracheen.

Die Leitung erfolgt in allen Richtungen durch Tracheiden und Tracheen, über die Jahresringgrenze hinweg aber nur durch Tracheiden. Die Festigung wird vor allem durch die Tracheiden sichergestellt.

Beispiele: *Alnus glutinosa*, *Tilia cordata*, *Fagus sylvatica*

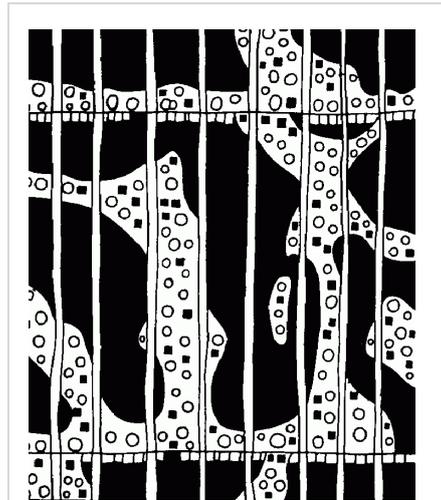
### Eingeschränkte Tracheiden-Gefäßstufe

Das Grundgewebe ist heterogen. In den Tracheidenkomplexe befinden sich (Faser-) Tracheiden und (einfach durchbrochene) Gefäße; sie können beide die Jahresringgrenze überbrücken (bei *Quercus* ist das Gefäßnetz nur jahresringeigen, bei *Rhamnus* jahresringüberschreitend).

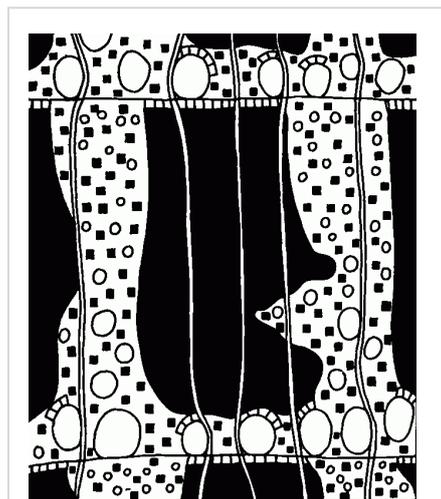
Die Holzfaserkomplexe bestehen aus lebende oder tote Fasern mit Interzellularen und wenigem Tüpfelkontakt zu den Tracheiden.

Paratracheidales Parenchym ist wenig vorhanden. Paratracheales Parenchym umhüllt in schwachen (1/4) Scheiden unvollständig die Gefäße und interfibrilläres Parenchym ist diffus verteilt oder bildet schmale Streifen an der Jahresringgrenze im Spätholz (terminales P.).

Die Leitung erfolgt in allen Richtungen durch Tracheen und Tracheiden, bei einigen über die Jahresringgrenze auch durch Tracheen. Der Festigung dienen das



3-6 Holzbautypen nach Braun 1970:  
Eingeschränkte Tracheiden-Gefäß-  
Stufe: *Rhamnus cathartica*



3-7 Holzbautypen nach Braun 1970:  
Eingeschränkte Tracheiden-Gefäß-  
Stufe: *Quercus robur*

Leitgewebe und die nichtleitenden Fasern, die an diese Funktionen besonders angepasst sind.

Beispiel: *Quercus robur*, *Rhamnus cathartica*

### **Gefäß-Holzfaserstufe**

Das Grundgewebe ist homogen und besteht aus (lebenden oder toten) Fasern; nur die Radialwände der Faserzellen sind schwach getüpfelt, eine jahresringüberschreitende, tangentiale Tüpfelung ist nicht vorhanden und die Zellen bilden wenige, enge luftgefüllte Interzellularen aus

Die Tracheen sind einfach durchbrochen, sie bilden jahresringüberschreitende Netze aus und stehen nur in geringem Tüpfelkontakt zum angrenzenden Fasergrundgewebe.

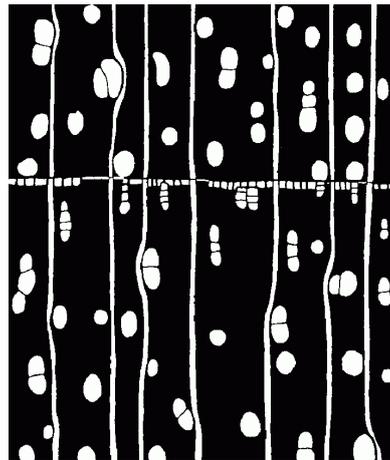
Paratracheales Parenchym ist nur wenig ausgebildet, es begleitet nur in schmalen Strängen die Gefäße. Interfibrilläres Parenchym liegt zerstreut und in terminalen Bändern.

Die Leitung ist in diesem Holz vollständig auf die Tracheen übergegangen. Die Fasern stehen zwar mit den Gefäßen in geringer Tüpfelverbindung, sie dienen aber höchstens der Wasserspeicherung. Die Festigung wird demgegenüber von den Fasern wahrgenommen.

Beispiel: *Aesculus hippocastanum*

### **Gefäßstufe**

Das homogene Grundgewebe besteht aus toten oder lebenden Holzfasern, welche nur radial schwach getüpfelt sind und zum Fasergewebe des jeweils nächsten Jahres keine Tüpfel ausbilden. Interzellularen sind in hier relativ häufig. Die Gefäße sind einfach durchbrochen und bilden jahresringübergreifende Netze.



3-8 Holzbautypen nach Braun 1970:  
Gefäß-Holzfaser-Stufe: *Aesculus  
hippocastanum*

Parenchymatische Scheiden hüllen die Gefäße vollständig ein. Bei *Fraxinus excelsior* sind es Vollscheiden aus paratrachealem Parenchym, bei *Acer pseudoplatanus* bestehen sie aus lebenden Fasern. Interfibrilläres Parenchym ist zerstreut, in größeren Verbänden oder terminal angeordnet.

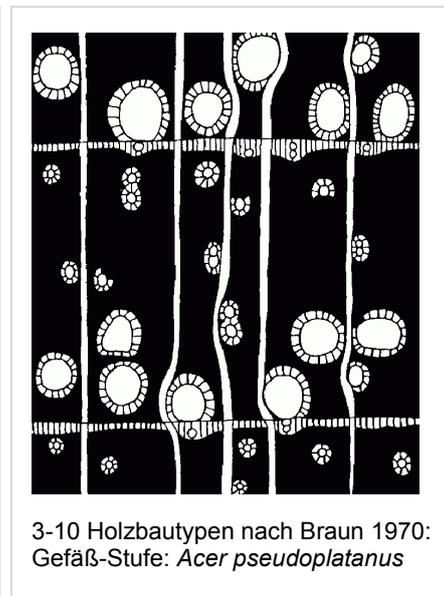
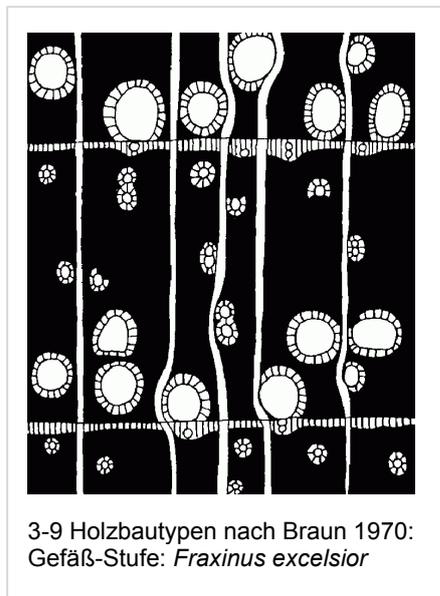
Die Leitung erfolgt nur durch die Tracheen. Die oft luftgefüllten toten Fasern dienen hier allein noch der Festigung.

Beispiel: *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*

### Zusammenfassung:

Folgende Entwicklungstendenzen lassen sich in der dargestellten Reihe der Organisationsstufen feststellen:

- Übergang der Leitfunktion vom "Universalelement" Tracheide auf die Gefäße, die mit ihrem weiteren Lumen und den Perforationen eine wesentlich schnellere Leitung ermöglichen.
- Übergang der Festigung auf die hierfür geeigneteren Elemente, die Fa-



sertracheiden und schließlich die Fasern, die am Ende der gezeigten Reihe luftgefüllt und damit vollständig aus dem wasserführenden System ausgeschieden sind.

- Ausbildung von Tüpfelverbindungen zwischen den Gefäßen an den Jahresringgrenzen und Reduktion solcher Verbindungen bei den nicht mehr der Leitung dienenden Fasern.

### 3.2.4 Der Bast

Der Bast ist definiert als sekundäres Phloem. Das gesamte Gewebe außerhalb des Kambiums bezeichnet man als (sekundäre) Rinde (= bark).

Das sekundäre Phloem ist weniger bekannt als das sekundäre Xylem, weil es nicht in demselben Maße nutzbar ist wie das Holz. Ebenso ist die Evolution des Bastes weniger bekannt, da es fossil weniger erhalten ist.

Der Bast entsteht wie das Holz aus dem Kambium. Aus den Fusiforminitialen entstehen

- Siebröhrenelemente,
- Siebzellen,
- Geleitzellen,
- Fasern,
- Parenchym (incl. Strasburgerzellen)

und aus den Strahlinitialen die

- Baststrahlen
  - *Tilia cordata*; Holzquerschnitt

Die mehr parenchymatischen Zellen, also Siebröhrenelemente und Siebzellen, die Geleitzellen und Strasburgerzellen und das Parenchym selbst, werden insgesamt als Weichbast bezeichnet. Dem Weichbast werden als sog. Hartbast die Bastfasern gegenübergestellt. Diese Bastfasern sind kürzer als die primären Phloemfasern. Sie wachsen apikal intrusiv, sind meist verholzt und besitzen einfache Tüpfel. Sie können wie die Holzfasern auch lebend und/oder septiert sein.

Baststrahlen sind aus parenchymatischen Zellen aufgebaut. Das Strahlparenchym (und das axiale Phloemparenchym) besitzt unverholzte Primärwände, im inaktiven Phloem ist aber eine nachträgliche Sklerifizierung möglich. In einigen Fällen wie etwa bei der Linde (*Tilia* sp.) erfolgt in den Strahlen eine deutliche Dilatation.

### **(a) Der Bast der Gymnospermen**

Bei den Gymnospermen ist der Bast nicht etagiert, und die Zellen zeigen nur in geringem Maße intrusives Wachstum. Die Zellabfolge ist meist sehr regelmäßig.

Bei den Pinaceae-Abietoideae wechseln sich Parenchym und Siebzellen (mit Sekundärwand) sehr regelmäßig ab. Bei den Pinaceae-Thujoideae ist es dagegen die Abfolge: Siebzelle / Parenchymzelle / Siebzelle / Faser usw.

- *Thuja occidentalis*; Bast [Esau, K. 1969: 84]
- *Thuja occidentalis*; Bast

Der Bast ist wie der übrige Pflanzenkörper von Harzkanälen durchzogen.

## (b) Der Bast der Angiospermen

Der Angiospermenbast zeigt nicht eine solche regelmäßige Zellabfolge wie der der Gymnospermen. Wohl aber kann man hier teils markante Unterschiede in der Verteilung der Fasern beobachten. Bei vielen Arten bilden die Fasern, in ihrer Gesamtheit als Hartbast bezeichnet, bandartige, radial ausgerichtete Komplexe (z.B. bei *Robinia pseudacacia*, *Tilia cordata* oder *Vitis vinifera*). Bei *Nicotiana* oder *Laurus* liegen die Fasern demgegenüber einzeln vor, und sie fehlen vollständig bei *Aristolochia*.

- Robinia pseudacacia*; Bänder von Bastfasern [Esau, K. 1969: Taf. 43]
- Vitis vinifera*; Bänder von Bastfasern [Esau, K. 1969: Taf. 44]
- Aristolochia* sp.; Sekundäre Achse

Entsprechend der Anordnung der Fasern können auch die Siebröhren tangentiale bandartige Bereiche bilden; bei *Vitis vinifera* stehen die Siebröhren in diesen Bereichen in radialen Reihen.

- Vitis vinifera*; Bast [Esau, K. 1969: 86]

Von den Fasern sind die Siebröhren meist durch Parenchym getrennt.

## (c) Lebensdauer

Die Siebröhren sind bei laubwerfenden Dikotyledonen nur ein Jahr, bei ausdauernden oft zwei Jahre funktionsfähig. Bei *Tilia* können sie sogar bis 10 Jahre alt werden (Holdheide 1951).

Die Lebensdauer der Palmen ist noch weit größer. Bei den Arten der Gattung *Roystonea* und *Palmetta* können sie bis über 100 Jahre alt werden.

Bei den zwei bis mehrere Jahre lebenden Siebröhren kommt es in unseren Breiten nach Ende der Vegetationsperiode zur Bildung von sog. Winterkallose. Hierbei wird die gesamte Siebplatte von einer Kalloseauflage bedeckt. Zu Beginn des neuen Austriebs entstehen wieder funktionierende Siebporen.

- Vitis vinifera*; Verschluss der Siebporen im Winter [Esau, K. 1969: Taf. 40]

Das funktionierende, „leitende“ Phloem hat also nur eine Dicke von 0,2 - 1 mm. Das funktionsunfähig gewordene, „nichtleitendes“ Phloem besitzt in den Siebröhren reichlich Callose (sog. definitive Callose) oder baut die Callose vollständig ab. Die Zellen können kollabieren und sind dann teils luftgefüllt. Es wechseln sich dann im Querschnittsbild oft Bänder aus abwechselnd turgeszentem Parenchym und kollabierten Siebröhren ab. Ähnlich wie im Holz kann es auch im Bast zu thyllenähnlichen Bildungen kommen.

- Vitis vinifera*; Bast [Esau, K. 1969: Taf. 49C]

### 3.2.5 Das Periderm

Das Periderm ist das sekundäre Abschlussgewebe der Achse. Es besteht aus einem Korkkambium oder Phellogen, welches nach außen den Kork oder das Phellem bildet und aus einer bis wenigen Schichten nach innen produzierter Zellen, dem Phelloderm.

#### (a) Zellkomponenten

Das Phellogen besteht im Gegensatz zum Phloem und Xylem bildenden Kambium aus nur einem Zelltyp. Die Zellen haben im Querschnitt und Längsschnitt etwa rechteckige Form, sie sind radial flach und in tangentialer Richtung etwas gestreckt. Das Phellogen produziert fast nur Zellen in Richtung der Achsenaußenseite und ist daher als monopleurisches Kambium zu bezeichnen.

Wie ihre Initialen, die Phellogenzellen, sind auch die Phellemzellen idealerweise 14-Flächner. Sie sind ohne Interzellularen aneinandergesetzt und zeigen durch radiale Reihung ihre Herkunft aus einem Kambium.

Der Schutz beruht auf der Einlagerung von Suberin (weiß!) noch während des Zellwachstums in Form einer Lamelle, welche auf die primäre Zellulosewand aufgelagert wird. Sie zeigt eine Schichtung, bei der sich Suberin- und Wachsschichten abwechseln. Darauf folgt zum Zellinnern hin nochmals eine Celluloseschicht. Die beiden cellulosehaltigen Schichten der Wand können lignifiziert sein. Die Wände besitzen wahrscheinlich Plasmodesmata. Im ausdifferenzierten Zustand sind die Phellemzellen tot und luftgefüllt.

Als Phelloderm werden alle Zellschichten bezeichnet, die vom Phellogen in Richtung des Achseninneren produziert werden. In vielen Fällen wird überhaupt kein Phelloderm gebildet. Meist sind es ein bis zwei, seltener mehrere Zellschichten. Die Anzahl kann sich auch mit dem Alter der Achse ändern.

- Prunus sp. (A, B), Betula sp. (C, D) und Quercus sp. (E), Entwicklung des Periderms [Esau, K. 1969: Taf. 4]
- verkorkte Zellwand [Esau, K. 1969: 98]

#### (b) Initialperiderme

Das erste in der Pflanze entstehende Periderm wird als Initialperiderm bezeichnet. Das erste Korkkambium kann in unterschiedlicher Gewebetiefe des Sprosses gebildet werden. Es kann epidermal entsteht (*Nerium oleander*, *Pyrus communis*), direkt subepidermal (*Prunus*, *Pyrus*), in der 2. oder 3. Rindenschicht (*Ribes*) oder direkt am Leitgewebe oder sogar innerhalb des Phloems (*Solanum dulcamara* oder *Vitis vinifera*). Zur Umfangserweiterung teilt sich das Korkkambium gelegentlich auch antiklinal.

Gewöhnlich entsteht das erste Periderm parallel zur Oberfläche. Pro Jahr können 2 - 20 Zellen Kork gebildet werden. Bei mehrjährigen Peridermen blättern die alten Schichten ab, so dass die Korksicht immer gleich dick ist. Bleiben die Korksichten am Spross, so können Korkleisten entstehen (z.B. bei der Korkulme oder der Korkeiche). Beim Pfaffenhütchen (*Euonymus europaeus*) beruht die Entstehung der Korkleisten allerdings auf einer ungleichen Tätigkeit des Korkkambiums.

Auch Tiefenperiderme können langlebig sein bei, wie z.B. bei *Ribes*, *Berberis* oder *Punica*.

- Pyrus* sp. (A, B) u. *Prunus* sp. (C, D); Entstehungsort des Initialperiderms [Esau, K. 1969: 100]
- Ribes* sp. (a) u. *Solanum dulcamara* (b); Entstehungsort des Initialperiderms [Cutter, E.G. 1971: 4.23]
- Vitis vinifera* (A, B), Tiefenperiderm [Esau 1969: Taf. 49]

### (c) Korkwarzen

Korkwarzen oder Lentizellen (von lat. *Lens* = Linse) sind besonders strukturierte Teile des Periderms mit locker geordneten Zellen, die dem Gasaustausch dienen. In ihrem Bereich werden vom sog. Lentizellenphellogen außer Korkzellen sog. Füllzellen oder Komplementärzellen gebildet. Letztere können suberinisiert oder nicht-suberinisiert sein. Bei subepidermaler Entstehung liegen sie oft unter den Stomata. Besonders massive Lentizellen findet man im Handelskork (! querliegend im Flaschenhals).

- Sambucus nigra*; Lentizelle, Aufsicht [Jurzitza, G. 1987: 33]
- Sambucus nigra*; Lentizelle
- Sambucus nigra* (1) u. *Prunus avium*; Lentizellen [Fahn, A. 1974: 181]

### 3.2.6 Die Borke

Das Initialperiderm wird meist nach kurzer Zeit durch tieferliegende Folgeperiderme ersetzt, was man sich z.B. bei der Flaschenkorkgewinnung zu Nutze macht. Sind nacheinander mehrere Peridermschichten gebildet worden, so bezeichnet man dann das gesamte Rindengewebe, welches außerhalb des jeweils innersten Korkkambiums liegt, ungeachtet seiner Gewebekomponenten als Borke (= *Rhytidom*; *rhytidom* = Runzel).

Bezüglich der Geometrie der aufeinanderfolgenden Periderme unterscheidet man die folgenden Grundtypen der Borkenbildung:

Schuppenborke: Die aufeinanderfolgenden Periderme schneiden schuppenförmige Gewebebereiche aus der sekundären Rinde aus (*Pinus*, *Platanus*). Bei der Linde ist die Borke faserhaltig, sie bildet deshalb eine netzartige Struktur.

Streifenborke: Ringförmig die Achse umgebende Korklagen sind von Parenchymstreifen unterbrochen (*Lonicera*, *Clematis*, *Vitis*).

Ringelborke: Ringförmige Korkkambien umgeben die Achse vollständig (*Betula* sp.).

- Lage der Borke im sekundären Phloem [Esau, K. 1969: 99]
- Robinia pseudacacia*; Rhytidom [Cutter, E.G. 1978: 12.6]
- Platanus orientalis*; Schuppenborke
- Aristolochia* sp.; Streifenborke
- Betula* sp.; Ringelborke

(Tafelzeichnung) Zustandekommen von Schuppen-, Streifen- und Ringelborke

### 3.2.7 Anormales sekundäres Dickenwachstum

Im Idealfall bildet das Kambium der Achse nach allen Seiten die gleiche Menge an Xylem bzw. Phloem. Es resultiert ein im Querschnitt kreisrunder Stamm, in dessen geometrischen Zentrum sich das Mark befindet. Diese Geometrie kann nun in unterschiedlicher Weise verändert sein, etwa durch ungleiche Teilungsaktivität des Kambiums, durch die Tätigkeit mehrerer aufeinanderfolgender Kambien oder andere Wachstumsvorgänge.

Von den in der Literatur zitierten (siehe Pfeiffer, H. 1929) und mit Namen belegten Formen des anomalen sekundären Dickenwachstums seien im Folgenden die bekanntesten und häufigsten vorgestellt.

#### (a) *Corpus lignosum fasciatum*

Der verbreiterte Holzkörper ist eine häufige und eher „normale“ Erscheinung. Jeder plagiotrope Ast zeigt eine exzentrische Lage des Marks, und eine ungleichmäßige Holzbildung auf dem Sprossumfang. Auch die Stammbasis der meisten Bäume sind nicht kreisrund, was extrem bei den sog. „Brettwurzeln“ zu sehen ist.

#### (b) *Corpus lignosum lobatum*

Beim gelappten Holzkörper produziert ein ringförmig geschlossenes Kambium auf seinem Umfang Holz mit verschiedener Intensität. Das Xylem zeigt daher einen gelappten Querschnitt, der aber von entsprechender Phloemproduktion zu einem kreisrunden Stammquerschnitt ausgeglichen wird.

#### (c) *Corpus lignosum interruptum*

Beim unterbrochener Holzkörper zerreißt das Kambium in einzelne Streifen mit unterschiedlicher Bildungsrate von Sekundärem Xylem. Diese Form des anomalen Sekundären Dickenwachstums ist typisch für viele Vertreter der Bignoniaceae (z.B. *Doxantha unguis-cati*). Bei *Passiflora glandulosa* (Passifloraceae) beginnt der Stamm mit fünf Stellen geringer Holzbildung. Während der Stamm dicker

wird, wird immer wieder ein Bereich geringerer Holzbildung eingeschoben, so dass schließlich ein treppenförmiges Kambium mit abgestufter Teilungsintensität entsteht.

- *Doxantha unguis-cati*, corpus lignosum interruptum [Cutter, E.G. 1971: 4.19]

#### **(d) Corpus lignosum circumvallatum**

Beim umkleideter Holzkörper folgen mehrere Kambien und damit mehrere Xylem- und Phloemschichten konzentrisch aufeinander. Beispiele hierfür sind etwa *Boerhavia diffusa* (Nyctaginaceae) oder die Wurzel von *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae). Auch abgeflachte Stämme können durch eine Aufeinanderfolge mehrerer Kambien entstehen, so bei *Machaerium* (Fabaceae), *Anomospermum* (Menispermaceae) oder *Securidace* (Polygalaceae).

- Wurzel von *Beta vulgaris*
- *Bauhinia* sp.; *Corpus lignosum fasciatum* (Johnston 1949: Pl. VI)

#### **(e) Corpus lignosum compositum**

Ein zusammengesetzter Holzkörper entsteht dadurch, dass die über weite Strecken in der Rinde verlaufende Blattspuren mit einem eigenen Kambium umgeben und ihrerseits einen Holzkörper bilden (z.B. *Serjania*).

- *Serjania* sp.; corpus lignosum compositum [Cutter, E.G. 1971: 4.22]

### **3.2.8 Dickenwachstum der Monokotyledonen**

Sekundäres Dickenwachstum ist bekannt bei z.B. *Dracaena*, *Cordyline*, *Yucca*, *Aloe*. Bei diesen Monokotyledonen kann das Primäre Verdickungsmeristem (PTM) seine Teilungstätigkeit wieder aufnehmen. Es wird dann Sekundäres Verdickungsmeristem genannt (STM). Im Querschnitt sieht man, dass in der kambialen Zone neue Leitbündel in sog. konjunktivem, parenchymatischen Gewebe gebildet werden. Die sekundär entstehenden Leitbündel sind konzentrisch mit Innenphloem.

(Tafelzeichnung) Zusammenhang von PTM und STM

- *Dracaena draco*; Habitus
- *Musa* sp., *Aloe arborescens* u. *Dracaena* sp., PTM und STM (Fahn, A. 1974: 188)



## 4 Morphologie des Blattes

Das Blatt ist das zweite sog. Grundorgan des Kormus. Die Achse hatten wir in Hinblick auf die Funktionen von Transport, Stütze und Speicher behandelt. Die wichtigste Aufgabe des Blattes ist demgegenüber die Photosynthese.

Entsprechend ihrer phylogenetischen Entstehung unterscheidet man Mikrophyllie und Makrophyllie. Die **Mikrophyllie** der Lycopodiatae, Psilotatae, Equisetatae sind wahrscheinlich als Emergenzen oder sog. Enationen (Enationstheorie) entstanden. Die sog. **Makrophyllie** der Farne (Filicatae) und Samenpflanzen kann man sich nach der Telomtheorie durch Planation und Verwachsung von einfachen Gabelästen ("Raumwedel") entstanden vorstellen.

- Enationstheorie [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 3-9; Enationstheorie]
- *Rhapis vinifera* (Arecaceae); Blatt
- Telomtheorie [Foster, A.S., Gifford, E.M.jr. 1974: 3-14; Telomtheorie]

### 4.1 Terminologie

#### 4.1.1 Gliederung

Ein typisches (Laub-) Blatt der Dikotyledonen zeigt früh in seiner Entwicklung eine Gliederung in einen schmalen Endteil, das sog. **Oberblatt**, und eine breitere Basis, das sog. **Unterblatt**. Im ausgewachsenen Zustand besteht dann das Oberblatt aus dem **Blattstiel** (Petiolus) und der **Spreite** (Lamina), bzw. bei gefiederten Blättern aus der **Rhachis** (Fiederachse) und den **Fiederblättchen** (Foliola). Das Unterblatt bildet den **Blattgrund** aus, der eine Scheide bilden kann und dem seitlich **Nebenblätter** (Stipeln) aufsitzen können.

Die der Achse zugewandte Seite des Blattes bezeichnen wir als seine adaxiale, ventrale oder seine Oberseite, die der Achse abgewandte Seite entsprechend als abaxiale, dorsale oder Unterseite.

(Tafelzeichnung) Bau des einfachen Laubblattes

Die Blätter haben nicht am gesamten Spross bzgl. in jedem Alter der Pflanzen die gleiche Form und Größe. Vielmehr folgen in der Ontogenie der Pflanze verschiedene typische Blattformen aufeinander.

#### (a) Kotyledonen (Keimblätter)

Die ersten an der Pflanze gebildeten Blätter sind die Keimblätter oder Kotyledonen. Sie sind meist stark reduziert. Wenn sie der Nährstoffspeicherung dienen, bleiben sie klein und entfalten sich nicht (*Vicia faba*, Fabaceae). Sie können aber auch flächig entwickelt sein und assimilieren (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae).

- *Ricinus communis*; ausgebreitete epigäische Keimblätter [Rauh 1959: 9]
- *Vicia faba*; kleine hypogäische Keimblätter [Rauh 1959: 21]

### (b) Niederblätter (Kataphylle)

Niederblätter oder **Kataphylle** sind alle reduzierten, schuppenförmigen Blattorgane am vegetativen Teil der Achse.

Am Hauptspross können sie auf die Kotyledonen zwischen den Keimblättern und den Laubblättern folgen (*Vicia faba*). Besonders treten sie an allen unterirdischen Achsen wie Ausläufern, Rhizomen oder Ausläuferknollen auf. Bei jeder Verzweigung werden von der Seitenachse zunächst ein oder zwei sog. **Vorblätter** oder Prophyll gebildet. Das eine Vorblatt der Monokotyledonen steht adaxial oder adossiert, die beiden Vorblätter der Dikotyledonen in transversaler Stellung. Die **Knospenschuppen** oder Tegmente stellen ebenfalls Niederblätter dar.

(Tafelzeichnung) transversale und adossierte Vorblätter

- *Malus baccata*; Knospenschuppen und Laubblätter an Seitenzweigen [Strasburger 1978: 206]

### (c) Laubblätter

Auf die Kotyledonen folgen am Spross die Laubblätter. Die ersten Laubblätter oder **Primärblätter** sind häufig im Vergleich zu den später gebildeten sog. **Folgebblättern** in ihrer Spreitenentwicklung etwas reduziert.

- *Helleborus foetidus* (Stinkende Nießwurz, Ranunculaceae); Habitus
- *Helleborus foetidus*, Blattfolge [Strasburger 1978: 207]

### (d) Hochblätter (Hypsophylle)

Im Infloreszenz- und Blütenbereich werden die Blätter wiederum in ihrer Größe verringert und ihrer Form vereinfacht. Man bezeichnet sie als Hochblätter oder Hypsophylle.

## 4.1.2 Blattformen

Nach der Form bzw. Unterteilung der Spreite kann man mehrere Blattformen unterscheiden.

**Einfache Blätter** haben eine einfache, also ungeteilte Spreite.

Die Formen der **geteilten Blätter** haben demgegenüber eine in einzelne Blättchen aufgeteilte Spreite. Sitzen diese Blättchen an einer langgestreckten Fiederspindel oder Rhachis, so werden die Blätter als **gefiedert** (pinnat) bezeichnet. Die Fiederung ist paarig (= ohne Endfieder) oder unpaarig (= mit Endfieder), einfach oder mehrfach (= "gefiederte Fiedern"). Bei den **gefingerten** oder digitaten Blättern (z.B. *Aesculus hippocastanum*) gehen die Fiedern nahezu von einem Punkt aus, und bei den **fußförmigen** oder pedaten Blättern (z.B. *Helleborus foetidus*) sitzen sie einer quasi transversal gestreckten Rhachis auf. **Schildfö-**

**mige** oder peltate Blätter besitzen eine mehr oder weniger runde Spreite, an deren Unterseite der Blattstiel zu entspringen scheint (z.B. *Tropaeolum majus*, Kapuzinerkresse). Als **schlauchförmig** oder ascidiat bezeichnet man ein Blatt, bei dem auf dem Blattstiel eine tütenförmige oder lang schlauchförmige Spreite auf sitzt.

- Blattformen [Rauh 1950: 94]
- Peucedanum officinale; Habitus
- Aesculus hippocastanum; gefingertes Blatt
- Schefflera actinophylla (Araliaceae); Blätter
- Tropaeolum majus (Kapuzinerkresse); Blätter
- Nepenthes sp.; Kannenblatt

### 4.1.3 Anisophyllie

Unter **Anisophyllie** versteht man die Ausbildung ungleich großer, aber sonst gleichgestalteter Laubblätter an ein und derselben ausgewachsenen Pflanze.

**Induziert** (= modifikatorisch), also durch äußere Einflüsse bewirkt, ist eine solche Anisophyllie bei dorsiventralen Achsen, wo die Blätter der Ober- und Unterseite unterschiedliche Größe haben können.

Erblich fixiert oder **habituell** ist die Ungleichheit der Blätter z.B. bei den Moosfarren (*Selaginella*). Bei den Arten der Gattung *Selaginella* werden an jedem Knoten ein kleineres, sog. Oberblatt und ein großes, sog. Unterblatt ausgebildet.

- Acer platanoides (Spitz-Ahorn) [Strasburger 1978: 204]

### 4.1.4 Heterophyllie

**Heterophyllie** ist die Ausbildung ungleich gestalteter Blätter an ein und demselben Spross.

**Induziert** ist die Heterophyllie z.B. bei solchen Wasserpflanzen (z.B. *Ranunculus peltatus*), bei denen unterschiedliche Schwimm- bzw. Wasserblätter ausgebildet werden.

Eine **habituelle** Heterophyllie findet man z.B. beim Leberblümchen *Hepatica nobilis*, wo an den plagiotrop wachsenden Achsen abwechselnd kleine Niederblätter und normale Laubblätter gebildet werden. Ein weiteres Beispiel ist *Salvinia natans*, die an jedem Knoten zwei flächige Schwimmblätter und ein ins Wasser ragendes, zerschlitztes Wasserblatt entwickelt.

- Ranunculus peltatus; Schwimm- und Wasserblätter. Hepatica nobilis; Beblätterung [Strasburger 1978: 205]
- Salvinia natans; Heterophyllie

## 4.2 Blattstellung

Die Blätter sind an der Achse nicht zufällig verteilt, sondern sie folgen hierbei jeweils einer gewissen Symmetrie.

Zwei Regeln kann man bzgl. der Verteilung der Blätter an der Achse bzw. am Knoten angeben, nach denen sich die Pflanzen in ihrer Beblätterung richten: die **Äquidistanzregel**, nach der die Blätter immer eine gleichmäßige Verteilung auf dem Knoten zeigen und die **Alternanzregel**, nach der die Blätter benachbarter Knoten miteinander alternieren.

### 4.2.1 wirtelig und gegenständig

Stehen an einem Knoten an der Sprossachse mehr als ein Blatt, so liegt eine wirtelige (oder bei zwei Blättern am Knoten gegenständige) Blattstellung vor.

Entsprechend der Anzahl der Blätter kann man die Wirtel als **polymer** (mit vielen Blättern; z.B. *Hippuris vulgaris*) oder **trimer** (mit drei Blättern; z.B. *Juniperus communis*) bezeichnen. Bei Pflanzen mit "**dimeren**" Wirteln stehen die Blätter aufeinanderfolgender Wirtel nach der Alternanzregel "auf Lücke". Diese Blattstellung wird daher allgemein als kreuzgegenständig oder **dekussiert** bezeichnet. Die Blätter stehen hierbei in vier sog. Geradzeilen oder **Orthostichen**.

- Hippuris vulgaris*; Habitus
- Hippuris vulgaris*; Blattwirtel und Sproßspitze [Troll 1973: 35]
- Juniperus communis*; Habitus
- Ajuga genevensis*; Habitus

### 4.2.2 wechselständig

Bei der wechselständigen Beblätterung befindet sich an jedem Knoten nur ein einziges Blatt. Stehen sich die Blätter von aufeinanderfolgenden Knoten genau gegenüber, bilden sie also genau einen Winkel von  $180^\circ$ , so resultiert eine zwei-zeilige oder distiche Beblätterung (1/2 Blattstellung; *Allium porrum*, *Ravenala madagascariensis*). Bei allen anderen Winkeln der aufeinanderfolgenden Blätter ist die Blattstellung schraubig oder dispers. Die Blattstellung kann durch einen Bruch angegeben werden, bei dem der Zähler die Anzahl der Umläufe um die Achse angibt, nach denen wieder ein Blatt direkt unter einem anderen derselben Orthostichen zu stehen kommt und der Nenner, wie viele Blätter in diese Anzahl der Umläufe hineinpassen. Ein Beispiel: bei der 2/5 Blattstellung stehen 5 Blätter in zwei schraubigen Umläufen um die Achse, das 1. und das 6. Blatt stehen genau übereinander. Von der Pflanze werden anscheinend bestimmte Blattstellungen bevorzugt.

Zwischen der Blattstellung und dem sog. **Divergenzwinkel**, also dem Winkel, in dem zwei aufeinanderfolgende Blätter zueinander stehen, besteht folgender Zusammenhang:

1/2	180°	Poaceae, Ravenala, Iris
1/3	120°	Cyperaceae
2/5	144°	Rosa, Corylus
3/8	135°	Aster, Plantago
5/13	128° 27'	Sempervivum, Pinus strobus Zapfen
"	"	

### **137° 28' 30" = Limitdivergenzwinkel**

Zähler und Nenner bilden hierbei je eine sog. **Fibonacci-Folge**, also eine solche Folge, bei der jede Zahl die Summe der beiden vorangegangenen ist.

Insgesamt stellt diese Blattstellungsfolge die sog. **Schimper-Braun'sche Hauptreihe** der Blattstellung dar. Bei diesen Blattstellungen stehen die Blätter an der Achse in sog. Orthostichen (Geradzeilen), deren Anzahl dem Nenner im Blattstellungsbruch entspricht.

Der Divergenzwinkel strebt in dieser Reihe dem sog. **Limitdivergenzwinkel** von 137° 28' 30" zu. Bei dieser Blattstellung steht theoretisch kein Blatt direkt über einem anderen, was eine ideale Ausnutzung der Sonnenbestrahlung bedeuten würde.

Im Realfall weichen die Blattstellungen meist etwas von diesen idealen Zahlen der Hauptreihe ab. Es bilden sich daher an der Achse keine Geradlinien oder **Orthostichen**, sondern Schrägzeilen oder **Parastichen**.

- Allium porrum (Lauch); Habitus
- Ravenala madagascariensis (Baum der Reisenden); distiche Beblätterung
- Plantago media (Mittlerer Wegerich); Blattstellung [Strasburger 1978: 158]
- Aeonium tabuliforme; Habitus

## **4.3 Blattranken**

Ganz oder in Teilen umgebildet zu Ranken, können auch die Blätter der Befestigung des Sprosses an einer Unterlage dienen.

Bei *Pisum sativum* und *Lathyrus pratensis* sind es **Fiederblattranken**. Die Endfieder und die obersten Seitenfiedern sind hier zu Ranken umgebildet. Bei *Lathyrus aphaca* ist es das **gesamte Oberblatt**. Die Stipeln stellen hier den einzigen assimilierenden Teil des Blattes dar. Bei *Gloriosa rothschildiana* dient die verlängerte **Blattspitze** der Festheftung.

- Lathyrus pratensis; Fiederblatranken
- Pisum sativum und Lathyrus aphaca; Fiederblatranken und Oberblatranke [Rauh 1959: 97]
- Gloriosa rothschildiana; Blüte
- Gloriosa rothschildiana; Ranke

#### 4.4 Blattdornen

Ebenso wie zu Ranken, können Blätter auch in ihren Teilen oder als Ganzes zu Blattdornen umgestaltet sein.

Bei *Berberis vulgaris* bildet nur der Primärspross an seiner Basis normale Laubblätter. Bei den folgenden Blättern ist in fortschreitendem Maße die Spreitenbildung unterdrückt. Die Photosynthese wird übernommen von in den Achseln der meist dreispitzigen Dornblätter stehenden, sylleptischen (im selben Jahr gebildete) Kurztrieben mit normalen Laubblättern.

Bei vielen sukkulenten Euphorbiaceae, bei *Acacia* und etwa bei *Robinia* findet man **Nebenblattdornen** (= Stipulardornen).

Die Blätter von *Astragalus sempervirens* kommt es zur Ausbildung von **Rhachisdornen**. Die Blätter werden zunächst als normale Fiederblätter gebildet. Später fallen die Blattfiedern ab, und die verdornende Blatthachis bleibt erhalten.

- Berberis vulgaris; Blattverdornung [Strasburger 1978: 222]
- Berberis vulgaris; Blattdornen und belaubte Kurztriebe
- Euphorbia virosa; Habitus
- Euphorbia grandicornis; Nebenblattdornen
- Astragalus sempervirens (Fabaceae, Tragant); Habitus mit Rhachisdornen

## 5 Anatomie des Blattes

Wie bei der Sprossachse, kann man auch beim Blatt die 3 Grundgewebesysteme unterscheiden, nämlich Abschlussgewebe, Grundgewebe und Leitgewebe. Die Gewebe des Blattes können entsprechend der Hauptfunktion Photosynthese beschrieben werden in Hinblick auf Lichtgewinn, Gasaustausch und Transpiration. Bei der Achse standen demgegenüber die Funktionen Stofftransport, Festigung und Speicherung im Vordergrund.

### 5.1 Ausgliederung

Neue Blätter entstehen an der jungen Sproßspitze in der Initialzone unmittelbar folgenden Zone der Primären Morphogenese. Der Ort einer jungen Blattanlage wird im histologischen Bild erkennbar durch eine stärkere Anfärbbarkeit und durch Zellteilungsaktivität an der Flanke der Initialzone im Sprossscheitelmeristem. Dieser Bereich der Blattanlegung wird deshalb als **Flankenmeristem** bezeichnet. Die ersten Zellteilungen werden meist in der ersten subepidermalen Schicht sichtbar.

Die Entstehung des jungen Blattes selbst kann man beschreiben als eine **Meristemfraktionierung**: vom Scheitelmeristem der Achse wird ein Teil abgespalten, der das Blatt aufbaut. Das auf diese Weise entstandene Blattmeristem ist direkt nach seiner Fraktionierung aus dem Sprossscheitel ein nur eng begrenzter Bereich. In dem er benachbartes Gewebe in das Meristem aufnimmt, verbreitert er sich zur den Scheitel mehr oder weniger weit umgebenden jungen Blattanlage. Durch dieses Umgreifen, welches wir auch als **Meristeminkorporation** beschreiben können, entsteht ein das Blatt subepidermal umgebendes Randmeristem. Es ist dies sozusagen das "Scheitelmeristem" des Blattes.

Nach diesem Ausgliederungsvorgang und der Bildung des Blattrandmeristems kann es am Blatt zu weiteren morphogenetischen Prozessen kommen. In einigen Fällen, so z.B. bei der Bildung von geschlossenen Blattscheiden (z.B. bei *Caltha palustris*), können die meristematischen Ränder des Blattes miteinander verschmelzen. Dieser Vorgang wird als **Meristemfusion** bezeichnet.

Eine solche Meristemfusion kann aber auch zwischen den Randmeristemen verschiedener Blätter erfolgen. Man nennt diesen Vorgang **"Gamophyllie"**. Als Beispiele seien hier die basal miteinander verwachsenen, gegenständigen Blätter von *Dipsacus fullonum* genannt. Wenn nur die Stipeln "verwachsen" wie z.B. beim Hopfen (*Humulus lupulus*), spricht man von "Interpetiolarstipeln".

- Polemonium coeruleum; VP mit Blattausgliederung im REM
- Caltha palustris [Hagemann 1970: 6]

- *Dipsacus laciniatus*; Habitus mit gamophyllen Blattbasen
- *Dipsacus fullonum*; Gamophyllie [Hagemann, W. 1970: 19]
- *Lonicera prolifera*; Gamophyllie der Hochblätter
- *Humulus lupulus*; Blätter mit Interpetiolarstipeln

Auch Blattränder von Blättern aus unterschiedlichen Knoten können sich gamophyll vereinigen. Das bekannteste Beispiel hierfür sind die "Flugorgane" der Früchte der Hainbuche (*Carpinus betulus*). Sie entstehen durch Vereinigung der Vorblätter erster und zweiter Ordnung der weiblichen Teilblütenstände.

Drei Prozesse sind also für die **primäre morphogenetische Zone** aber auch für das Blattrandmeristem selbst charakteristisch, die Meristemfraktionierung, die Meristeminkorporation und die Meristemfusion.

## 5.2 Spreitenentwicklung

Nach der Ausgliederung wächst das Blatt, noch bevor es deutlich flächig wird, zunächst an der Spitze mittels eines Randmeristems, welches hier zunächst dicker ist. Außerdem verdickt sich der Blattzapfen durch meristematische Tätigkeit der Ventralseite mittels eines Ventralmeristems. Die zapfenförmige Blattanlage entspricht dem späteren Stiel bzw. der Mittelrippe. Nach Erreichen der sog. Kritischen Länge von knapp unter 1 mm setzt das deutliche Flächenwachstum ein. Besonders bei relativ dünnen Blättern wie denen von einigen Wasserpflanzen - kann man am Blattrand ein deutliches regelmäßiges Teilungsmuster der Zellen feststellen. Ein lokal begrenztes Randmeristem kann besonders bei sehr dicken Blättern nicht immer festgestellt werden, da die Blätter selbstverständlich durch das Zusammenspiel von Zellteilungen und Zellstreckungen wachsen.

- *Alternanthera philoxeroides*; Ventralmeristem [Cutter, E.G: 1971: 5.7]
- *Drosophyllum lusitanicum*; akroplastes Spreitenwachstum (Hagemann, W. 1970: 14)
- *Magnolia yunan* (Hagemann 1970: 17)
- *Nicotiana tabacum* (Esau 1969: 136)
- Wasserpflanzen mit Spreitensaumbildung (Troll 1973: 326)

## 5.3 Fiederung

### 5.3.1 Dikotylentyp

Die gefiederten, pedaten oder digitaten Blätter der Dikotyledonen und einiger Monokotyledonen entstehen dadurch, dass das Randmeristem in einigen Bereichen nicht tätig wird, was wir als eine **Meristemfraktionierung** des Randmeristems beschreiben können. Die einzelnen Meristemfraktionen wachsen zu den Blatfiedern heran.

Äußerlich treten die jungen Fiederanlagen an der Blattanlage als kleine Vorwölbungen hervor. Ihre Bildung kann in unterschiedlicher Richtung erfolgen, was am

ausgewachsenen Blatt allerdings nicht mehr zu sehen ist. Je nachdem, ob die Fiederbildung spitzenwärts, in Richtung der Blattbasis oder von der Blattmitte beginnend nach beiden Seiten hin fortschreitet, unterscheidet man eine **acropetale**, eine **basipetale** oder eine **divergente** Fiederbildung.

Die beschriebene Art der Fiederbildung ist auch bei einigen Monokotyledonen (z.B. *Zamioculcas zamiifolia*) zu finden.

(Tafelzeichnung) Meristemfraktionierung bei Fiederblattbildung

- Polemonium caeruleum*, *Astragalus cicer*, basipetale und acropetale Fiederbildung (Jurzitza 1987: 150)

### 5.3.2 Monokotylentyp

Bei den Monokotyledonen entstehen die Fiederblätter demgegenüber durch nachträglichen **Gewebeschwund** in einer zunächst einheitlichen Spreite. So zeigen etwa die Blätter der Araceae-Gattung *Monstera* einen unterschiedlichen Grad der Blattzergliederung von einzelnen auf diese Weise entstandenen Löchern bis zu einer vollständigen Fiederung.

Bei den Palmen (Arecaceae, z.B. *Chamaedorea* oder *Chrysalidocarpus*) entstehen die gefiederten oder gefingerten Blätter ebenfalls durch einen Gewebeschwund. In der frühen Ontogenese schon faltet sich das junge Blatt entsprechend der späteren Anordnung der Fiedern ein, wobei der Blattrand allerdings glatt bleibt. Später sterben schmale Gewebestreifen zwischen den Fiedern und am Blattrand ab. Der schmale Streifen am Blattrand ist oftmals noch bei der Blattentfaltung zu sehen.

- Monstera* ssp.; Blattformen [Kaplan, D.R. 1984: 3]
- Monstera deliciosa*; Blattentwicklung [Kaplan, D.R. 1984: 4]
- Chamaedorea* sp.; junges Blatt [Kaplan, D.R. 1984: 7]
- Chrysalidocarpus lutescens* u. *Rhapis excelsa*; Fiederblattbildung (Kaplan 1984: 6)

### 5.4 Peltationen

Peltationen entstehen bei der Bildung sog. **Querzonen**. Die Querzonen entstehen durch eine Meristeminkorporation des Blattrandmeristems auf die Blattfläche der Ober- oder der Unterseite und anschließender Meristemfusion. Der Vorgang der "Inkorporation vom Rand her" ist allerdings nicht immer auch sichtbar, vielmehr kann auch die Querzone auf der gesamten Blattober- oder -unterseite gleichzeitig sichtbar werden.

Wird eine Querzone oberhalb der Blattstielzone gebildet, so entsteht je nach Abgleich von Rand- und Flächenwachstum ein **peltates** oder **ascidiates** Blatt. Die Blätter von *Tropaeolum majus* bilden in jungen Entwicklungsstadien zunächst

eine pedate Form. Die Spreitenbildung verläuft danach aber so, dass schließlich ein fast runder Blattumfang resultiert.

Wird die Querzone unterhalb der Blattstielzone gebildet, so entstehen **Medianstipeln** bzw. **Ligulae** (z.B. bei *Hottuynia cordata* u. Poaceae) und, wenn zusätzlich das Blatt den Spross vollständig umgreift, **Ochreae** (z.B. bei *Caltha palustris*).

(Tafelzeichnung) Querzone oberhalb und unterhalb der Stielzone

- Tropaeolum majus; Blätter
- Tropaeolum majus; Querzonenbildung [Hagemann, W. 1970: 30]
- Nepenthes sp., Kannenblatt
- Brassica actinophylla; digitate Blätter
- Brassica actinophylla; Medianstipel
- Poa trivialis; Ligula
- Piper betle; Ontogenie der Ochrea (Rohweder, K., Endress, P. 1983: 32)

## 5.5 Die Gewebe

### 5.5.1 Epidermis

#### (a) Schließzellen

Stomata im engeren Sinne sind Öffnungen in der Epidermis. Sie wird umgeben von zwei Schließzellen. Meist werden aber die Schließzellen und die Öffnung zwischen ihnen zusammen als Stoma bezeichnet. Die Schließzellen werden entweder von "normalen" Epidermiszellen, den Nachbarzellen, umgeben, oder sie unterscheiden sich in ihrer Form von den übrigen Epidermiszellen und werden dann als Nebenzellen bezeichnet. Alle Zellen zusammen bilden den Stomakomplex oder Spaltöffnungsapparat.

Im Querschnitt sind die Schließzellen meist so gestaltet, dass sie zwischen sich auf beiden Seiten der engsten Stelle durch die Ausbildung einer äußeren und inneren Randleiste einen sog. Vorhof und einen Hinterhof bilden.

(Tafelzeichnung) Spaltöffnung in Aufsicht: Nachbarzelle, Nebenzelle (in Form von den übrigen Epidermiszellen unterschieden), Stoma, Schließzelle, Stomakomplex, Spaltöffnungsapparat

#### Funktionstypen

Bei den folgenden, in den üblichen Lehrbüchern genannten Spaltöffnungstypen handelt es sich um Funktionstypen.

Beim sog. *Mnium*-Typ öffnen sich die Stomata durch eine einfache Abrundung der Schließzellen im Querschnitt durch eine Turgorerhöhung. Beim *Helleborus*-Typ sind besonders die Periklinalwände der Schließzellen verdickt. Die anderen Wände sind dünn. An der Grenze zu den Nebenzellen befindet sich eine relativ dünne Stelle in der Außenwand, so dass bei Turgorzunahme die Schließzellen

an diesem Art Gelenk zurückweichen kann. Bei *Gramineen*-Typ haben die beiden Schließzellen eine hantelförmige Gestalt. Bei Druckerhöhung der dünnwandigeren Zellenden rücken die Zellen mit ihren starren Mittelteilen etwas voneinander ab.

- *Adiantum capillus-veneris*, Spaltöffnung vom Mniun-Typ (A); *Helleborus niger* (B) [Strasburger, E. 1978: 125]
- *Zea mays*; Spaltöffnung vom Gramineen-Typ [Strasburger, E. 1978: 126]

### **morphologische Typen**

Außer diesen "Lehrbuchtypen" gibt es eine große Anzahl von Spaltöffnungstypen, die entweder rein morphologisch zu verstehen sind oder aber auch eine ontogenetische Aussage beinhalten. Die Benennung erfolgt je nach Anzahl, Form und Lage der die Schließzellen umgebenden Neben- oder Nachbarzellen.

Die meist rein morphologisch zu verstehenden Stomatatypen sind folgende:

#### **Die 4 klassischen Typen (VESQUE 1889)**

- Ranunculaceen-Typ (= anomocytisch oder irregular-celled)

Die in Vielzahl vorhandenen Nachbarzellen sind in ihrer Form von den restlichen Zellen der Epidermis in Größe und Form nicht unterschieden.

- Cruciferen-Typ (= anisocytisch oder unequal-celled)

Die Schließzellen sind von drei Nachbarzellen umgeben, eine ist deutlich kleiner als die beiden anderen.

- Rubiaceen-Typ (= paracytisch oder parallel-celled)

Die Schließzellen sind auf jeder Seite von einer oder mehreren Nebenzellen parallel zu ihrer Achse umgeben.

- Caryophyllaceen-Typ (= diacytisch oder cross-celled)

Die Schließzellen sind von einem Paar Nebenzellen umgeben, deren gemeinsame Wand senkrecht zur Achse der Schließzelle steht.

Zu diesen Typen kommen weitere.

- actinocytisch (METCALF & CHALK 1950)

Die Schließzellen sind von einem Ring aus mehr als vier radial gestreckter Zellen umgeben.

- tetracytisch (METCALF 1961)

Die Schließzellen besitzen insgesamt vier Nebenzellen, von denen die sog. lateralen Nebenzellen parallel, die zwei polaren Nebenzellen rechtwinklig zur Schließzellenachse liegen.

- cyclocytisch (STACE 1963)

Die Schließzellen sind von einem oder mehreren Ringen von vier oder mehr schmalen Nebenzellen umgeben.

### **ontogenetische Typen**

Für die Systematik wichtiger ist eine Typifizierung nach morphologischen und ontogenetischen Gesichtspunkten.

Die Stomabildung ist stets verbunden mit einer inäqualen Zellteilung. Je nachdem, ob und wie viele Nebenzellen aus der durch inäquale Teilung hervorgegangenen Stomainitiale entstehen, unterscheidet man nach PANT (1965) folgende ontogenetische Typen. Als mesogen (= syndetocheil, FLORIN 1933) werden solche Stomata bezeichnet, bei denen die Schließzellen und alle diese umgebenden Zellen aus der Stomainitiale entstehen. Beim mesoperigenen Typ entstehen die Schließzelle und eine oder mehrere der umgebenden Zellen aus der Initialen, und beim perigenen (= haplocheil, FLORIN 1933) sind es nur die Schließzellen selbst.

### **Verteilung der Stomata**

Stomata können sich an allen oberirdischen grünen Pflanzenteilen befinden. Bei chlorophyllfreien Landpflanzen wie *Monotropa* oder *Neottia* und an Wurzeln findet man in der Regel keine Stomata. An Rhizomen können sie aber ebenfalls vorhanden sein.

Bezüglich der Verteilung auf der Blattober- und -unterseite unterscheidet man hypostomatistische (Normalfall), epistomatistische (bei Arten mit Schwimmblättern) und amphistomatistische Blätter (z.B. bei *Pinus* sp. oder *Zea mays*).

- Pinus* sp.; amphistomatistisches Blatt
- Zea mays*; amphistomatistisches Blatt

### **Anzahl pro mm<sup>2</sup>**

Die Anzahl der Stomata pro Flächeneinheit schwankt beträchtlich. Bei *Sedum*-Arten sind es ca. 20, bei der Buche (*Fagus sylvatica*) 340 und bei Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) bis 860 pro mm<sup>2</sup>.

### **Metamorphosen**

Stomata können bei einigen Pflanzen im Dienst der Sekretion umgewandelt sein. Als Beispiele seien hier nur die Wasserspalten (= Hydathoden) z.B. an den Blättern der Kapuzinerkresse (*Tropaeolum majus*) genannt oder die Kalk abscheidenden Drüsen bei den Plumbaginaceae *Armeria maritima* und *Plumbago* genannt.

- Tropaeolum majus*; Guttation (Fahn 1979: 2)

- *Physocarpus opulifolius*; Hydathode (Jurzitza, G. 1987 : 45)

### **(b) Trichome**

Wie bereits gezeigt wurde, besitzen Epidermiszellen gewölbte Außenwände. Von solchen Mamillen oder Papillen führt ein kontinuierlicher Übergang zu Haaren oder Trichomen. Ebenso ist der Übergang vom Trichom zu Emergenzen gleitend, weil sich manche Haare auf Sockeln entwickeln, an deren Bildung subepidermales Gewebe beteiligt ist.

Haare sind also im ausdifferenzierten Zustand lebende oder tote Auswüchse der Epidermis. Sie können eine Drüsenfunktion haben oder nicht.

Ungeachtet der Unterscheidung tot/lebend und drüsig/nicht-drüsig unterscheidet man folgende fünf morphologische Haartypen (s. Theobald, W.L., Kruhulik, J.L. & Rollins, R.C. 1979):

#### **einfache Haare (unverzweigt) (simple (unbranched) trichomes)**

Als einfach bezeichnet man unverzweigte, aus einer oder mehreren, einreihig oder mehrreihig angeordneten Zellen bestehende Haare. Sie sind mit Übergängen mit den Papillen verbunden. Ihre Form kann insgesamt kurz, lang, breit oder dünn sein. Ihr Ende kann spitz oder mit einer Köpfchenzelle versehen sein wie etwa bei vielen Drüsenhaaren.

#### **2-5-armige Haare (two- to five-armed trichomes)**

Als 2-5-armig bezeichnet man sitzende oder gestielte, einzellige oder mehrzellige Haare, die in einer zwei bis fünf armigen Verzweigung enden (z.B. *Humulus lupulus*). Besonders die zweiarmigen Haare besitzen oft diagnostischen Wert.

#### **Sternhaare (stellate trichomes)**

Sternhaare sind gestielte oder sitzende, mehrzellige Haare, die in einer mehr als fünf-armigen Verzweigung enden. Die Endzellen können sternförmig in alle Richtungen gehen oder wie bei Schuppenhaaren in einer Ebene liegen.

#### **Schuppenhaare (scales)**

Schuppenhaare sind einzellige oder vielzellige, sitzende oder gestielte Haare, deren Endverzweigungen in einer Ebene liegen, wobei die einzelnen Zellen oder Verzweigungen einer Zelle bis mindestens zur Hälfte ihrer Länge verwachsen sind. Selbstverständlich gibt es hier Übergänge zu den Sternhaaren.

Beispiel: Ölweide (*Elaeagnus sp.*, Elaeagnaceae)

#### **Bäumchenhaare (dendritic (branched) trichomes)**

Bäumchenhaare sind einzellige oder mehrzellige, einzellreihige oder mehrzellreihige, an verlängerter Achse mehrfach verzweigte Haare.

Beispiel: Königskerze (*Verbascum sp.*, Scrophulariaceae)

- Trichomes, simple (unbranched) [Metcalf, C.R., Chalk, L. 1979: 5.2]
- Humulus lupulus; Hakenhaar
- Trichomes, stellate [Metcalf, C.R., Chalk, L. 1979: 5.4]
- Elaeagnus sp.; Schuppenhaar
- Verbascum sp.; Bäumchenhaar

### (c) Emergenzen

Emergenzen sind (nicht blatthomologe) Epidermisauswüchse, an deren Bildung außerdem noch subepidermales Gewebe mit beteiligt ist. Als bekannteste Beispiele seien die Brenn"haare" der Brennessel (*Urtica dioica*) oder die Stacheln der Rose genannt. Von einigen der oben genannten Haartypen gibt es Übergänge zu Emergenzen, wenn z.B. das Blatt auf einem Gewebesockel sitzt oder wenn es sich um ein dickes, mehrzellreihiges Haar handelt.

Emergenzen können die verschiedensten Funktionen haben; sie können spitz sein und dann den eigentlichen Dornen gleichen oder auch Drüsenfunktion haben.

- Urtica dioica*; Brennhaar
- Rosa sp.*; Stachel

## 5.5.2 Mesophyll

Als Mesophyll bezeichnet man topographisch alles Gewebe zwischen den Epidermen eines Blattes.

### (a) Schwamm- und Palisadenparenchym

Besonders bei mesomorphen Dikotyledonen ist das Mesophyll in Palisaden- und Schwammparenchym differenziert. Das **Palisadenparenchym** besteht aus rechtwinklig zur Epidermis meist gestreckten Zellen; sie können von fast isodiametrisch bis mehrfach länger als breit sein. Wenn sie "gegabelt" aussehen, werden sie als Armpalisadenzellen bezeichnet. Das Palisadengewebe grenzt direkt an die Epidermis, außer in den Fällen, in denen eine besondere Hypodermis differenziert ist. Bei mehrschichtigen Palisadengeweben (z.B. *Pyrus communis*) sind die äußersten Zellen meist die längsten.

Die Zellen des **Schwammparenchyms** sind isodiametrisch bis sehr unregelmäßig geformt, häufig sind sie in epidermisparalleler Richtung gestreckt.

Die Trennung von Palisaden- und Schwammparenchym kann unterschiedlich scharf sein. Der Differenzierungsgrad unterscheidet sich je nach Pflanzenart, Standort und auch Lage des betreffenden Blattes an der Pflanze. So haben Sonnenblätter mehr Palisadengewebe als Schattenblätter. Xeromorphe Blätter haben

meist eine stärker entwickelte Palisadenschicht als mesomorphe oder hygromorphe.

Außer in ihrer Zellform unterscheiden sich die beiden Gewebe auch zytologisch. Die Palisadenzellen enthalten etwa bei *Ricinus* 82% der Plastiden und sie besitzen eine bis zu 3,5-mal größere freie Oberfläche als das Schwammparenchym.

Je nachdem, ob sich eine Palisadenparenchymschicht nur an der Blattoberseite oder nur an der Blattunterseite befindet, unterscheidet man bifaciale oder invers bifaciale Blätter. Bifacial sind die „normalen“ Laubblätter der meisten Pflanzen. Invers bifacial sind z.B. die Blätter von *Thuja* und *Allium ursinum*. Als äquifacial (= isolateral) bezeichnet man solche Blätter, bei denen im Querschnitt kein anatomischer Unterschied zwischen einer Blattober- und Unterseite zu erkennen ist. Solche äquifacialen Blätter können wie bei *Hakea* oder *Allium* rund sein („äquifaciales Rundblätter) oder wie bei *Iris* abgeflacht („äquifaciale Flachblätter“).

Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass der Begriff „unifacial“ mit dieser anatomischen Differenzierung primär nichts zu tun hat. Es handelt sich hierbei um einen veralterten „morphologischer“ Begriff für bestimmte Blattformen.

- Pyrus communis*; mehrschichtiges Palisadengewebe im Blatt (Esau, K. 1969: 122)
- Hakea suaveolens*; Habitus
- Hakea* sp., Differenzierung des Mesophylls [Cutter, E.G. 1971: x.y]
- Allium* sp.; äquifaciales Rundblatt quer

### 5.5.3 Festigungsgewebe

#### (a) Kollenchym

Das Kollenchym des Blattes ist nicht so stark entwickelt wie das der Achse. Die Blattspreite wird hauptsächlich gestützt vom Leitbündelnetz. Entlang der Nerven, die bis zur Epidermis reichen können, ist die Ausbildung von Kollenchym möglich. Besonders findet man Kollenchym auch in den Blattstielen.

- Humulus* sp. (A), *Cucurbita* sp. (B); Verteilung von Kollenchym im Blattstiel [Esau, K. 1969: 55]

#### (b) Sklereiden

Sklereiden finden sich in den Blättern vor allem bei tropischen Arten. In der Achse sind besonders die Brachysklereiden (= Steinzellen) häufig; diese Form der Sklereiden kommen allem Anschein nach nur selten in Blättern vor.

Es seien im Folgenden einige Beispiele genannt, wobei zu bemerken ist, dass die genannten Typen durch Übergänge miteinander verbunden sind.

**Osteosklereiden** ("Knochen"- oder hantelförmige Sklereiden) haben Säulenform mit verbreiterten Enden. Sie kommen vor in Samenschalen und Blättern vieler

Dikotyledonen. Bei *Mouriria* (Melastomataceae) reichen die an den Enden stark verbreiterten und teils verzweigten Sklereiden von Epidermis zu Epidermis.

**Astrosklereiden** oder "Sternsklereiden" (z.B. im Blatt von *Trochodendron*, *Nuphar* oder *Boronia*).

**Fadensklereiden** (filiforme Sklereiden) sind faserähnliche Zellen im Blattgewebe. Beim Ölbaum (*Olea europaea*) entwickeln sie sich direkt aus den Mesophyllzellen im Palisaden- wie im Schwammparenchym. Ein anderes Beispiel ist *Rhaphidophora* (Araceae).

- Trochodendron* sp.; Osteosklereiden im Blatt [Esau, K. 1969: 65]
- Nuphar variegatum*; Astrosklereiden im Blatt [Cutter, E.G. 1978: 5.3]
- Rhaphidophora* sp.; Fadensklereiden

### (c) Fasern

Fasern treten oft in Verbindung mit Leitgewebe auf, wobei wieder (unnötig) gefragt werden kann, ob es jeweils Xylemfasern oder extraxyläre Fasern sind. Sie treten besonders häufig bei Monokotyledonen auf, oftmals in Streifen, die bis zur Epidermis reichen und so dem Blatt hohe Festigkeit verleihen. Als Beispiele seien der Mais (*Zea mays*, Poaceae) und der Neuseeländer Flachs (*Phormium tenax*, Phormiaceae) genannt.

Die in den unterschiedlichen Teilen des Blattes vorkommenden Fasern werden oder wurden teilweise wirtschaftlich genutzt.

Bei den Fasern der Faserbanane *Musa textilis* handelt es sich um Fasern der **Blattscheiden**. Der sog. **Manilahanf** ist schwer verrottbar und wird für Schiffs-taue, Fischernetze, Säcke und Bindfäden verwendet.

Die **Blattstiele** der brasilianischen Palme *Leopoldinia piassaba* (Arecaceae) sind von starken Sklerenchymschichten umgeben. Hierdurch ist die Pflanze in der Lage, die bis 7m lange und bis 50 kg schweren Blätter zu tragen. Das als "**Piassava**" bezeichnete Material wird zur Herstellung von Besen und Bürsten verwendet.

**Blattspreitenfasern** der Sisalagave (*Agave sisalana*, Agavaceae) liefern den sog. **Sisalhanf**. Die Pflanze besitzt 1-2 m lange und 8-15 cm breite Blätter, von denen jedes Jahr 15 - 20 gebildet werden. Die Fasern werden frisch gewonnen, gewaschen und getrocknet. Die Fasern werden verwendet für Bindegarn, Taue, Seile, Netze, Möbelstoffe und Teppiche. Aus Spreitenfasern besteht auch der **Neuseeländer Flachs** (*Phormium tenax*, Phormiaceae) und das aus der Palme *Chamaerops humilis* gewonnene Polstermaterial.

Beim gärtnerischen **Bindebast** von *Rhaphia forinifera* (= *Rh. ruffia*), dem *Rhaphia*-Bast handelt es sich anatomisch um **Epidermis** und **Hypodermis** aus Blattoberflächen noch nicht entfalteter Blätter.

- Triticum sp., Zea mays, Phormium tenax; Blattquerschnitte mit Sklerenchym [Esau, K. 1969: Taf. 70]
- Agave sisalana; Sisalhanf
- Phormium tenax (Liliaceae); Neuseeländer Flachs
- Chamaerops humilis; Habitus

#### 5.5.4 Leitgewebe

Die Leitbündel treten am Blatt meist als vorstehende „Nerven“ auf. Diese Blattnerven bestehende teils aus einem, teils aus mehreren Leitbündeln und dem „zugehörigen“ nichtleitenden Gewebe. Die Anordnung dieser Nerven bezeichnet die „Venation“ oder „Nervatur“.

Ganz allgemein unterscheidet man meistens die offene und die geschlossene Nervatur. Offen, also ohne eine Vernetzung der Leitbündel ist etwa die Nervatur bei *Ginkgo biloba*, bei den Farnen und bei relativ ursprünglichen Dikotyledonen wie *Kingdonia* (Ranunculaceae) oder *Circaeaster* (Circaeasteraceae).

Bei der geschlossenen Nervatur können die Hauptnerven parallel oder netzförmig angeordnet sein. Parallelnervig sind die Blätter der meisten Monokotyledonen, netznervig die der Dikotyledonen. Ausnahmen sind auf der einen Seite etwa der Wegerich (*Plantago*, Plantaginaceae) oder der Bocksbart (*Tragopogon*, Asteraceae) und die Arten Gattung Arum, *Smilax*, *Tacca*, und der Orchidaceae auf der anderen Seite.

Die Nerven bilden ein immer feineres Netz, deren kleinste Felder als Interkostalfelder bezeichnet werden. Die Gesamtlänge aller Nerven kann bis zu 102 cm pro cm<sup>2</sup> betragen. Die Orientierung der Leitgewebeteile entspricht der Anordnung in der Achse. Der Xylemteil befindet sich also der Blattoberseite und der Phloemteil der Blattunterseite zugewandt.

- Ginkgo biloba*, *Kingdonia* sp. (Ranunculaceae), *Circaeaster* sp. (Circaeasteraceae); dichotom offene Nervatur [Esau, K. 1969: 124]
- Blattnerven und erweiterte Bündelscheiden (Esau, K., 1969: 127)



## 6 Morphologie der Wurzel

Die Wurzel ist das dritte sog. Grundorgan des Kormus. Sie kommen bei den meisten Höheren Pflanzen vor, sie fehlen primär bei Psilophyten, aber auch sekundär bei Wasserpflanzen wie *Ceratophyllum* (Hornblatt) oder *Utricularia* (Wasserschlauch) oder bei der Orchideengattung *Corallorhiza* (Korallenwurz). Wurzeln sind charakterisiert - und damit von der Achse unterschieden - durch das Fehlen seitlicher Anhangsorgane (Blätter), durch eine Wurzelhaube, ein zentrales (= radiales) Leitbündel und eine endogene Verzweigung.

- Psilotum triquetrum*; Habitus
- Utricularia vulgaris*; blühend
- Corallorhiza trifida*, Wurzelstock (VDIA 23 051/6)

### 6.1 Radikation (Bewurzelungstypen)

Als Radikation bezeichnet man die Bewurzelung der Pflanze als Ganzes unter Berücksichtigung des Vorhandenseins und der Lebensdauer der Primärwurzel und der Ausbildung sprossbürtiger Wurzeln.

Bei der primär homorrhizen Radikation (= primäre Homorrhizie) besteht die gesamte Bewurzelung von Anfang an aus gleichartigen, sprossbürtigen Wurzeln. Dieser Radikationstyp kommt bei den Pteridophyten (außer Psilotatae) vor. Diese besitzen einen Embryo mit seitlicher, angeblich endogen entstehender „Primär“-wurzel, die man deshalb als sprossbürtig auffasst. Alle weiteren Wurzeln sind ebenfalls sprossbürtig, ihre Bildung geht der Sprossbildung einher.

Bei der sekundär homorrhizen Radikation (= sekundäre Homorrhizie) wird zunächst eine Primärwurzel gebildet, die aber frühzeitig abstirbt. Danach besteht - sekundär- die gesamte Bewurzelung aus gleichen, sprossbürtigen Wurzeln. Dieser Radikationstyp ist typisch für die Monokotyledonen. Sie besitzen einen bipolaren Embryo, dessen Primärwurzel früh obliteriert. Während der Erstarkung werden an jedem Knoten zahlreiche sprossbürtige Wurzeln gebildet, ebenso beim teilweise auftretenden sekundären Dickenwachstum.

Bei allorrhizen Pflanzen besteht das Wurzelsystem aus der ausdauernden Hauptwurzel, die sich mehr oder weniger stark verzweigt. Dieser Radikationstyp kommt vor bei den Coniferophytina, den Cycadophytina und den Dikotyledonen. Sie besitzen einen bipolaren Embryo, dessen Primärwurzel mehr oder weniger langlebig ist. Es bildet sich ein System von Haupt- und Seitenwurzeln.

(Tafelzeichnung) Primäre und Sekundäre Homorrhizie und Allorrhizie

- Zea mays*; Bewurzelung
- Howeia forsteriana*; Bewurzelung

## 6.2 Wurzelsysteme

Als Wurzelsystem bezeichnet man die Gesamtheit der aus einer Hauptwurzel hervorgegangenen Wurzeln inklusive der Förderungserhältnisse in der Verzweigung.

Pflanzen, die in ihrem Wurzelsystem eine dominierende Hauptwurzel entwickeln, bezeichnet man als Pfahlwurzler (z.B. *Quercus*, *Lupinus*, *Pinus*) und solche, bei denen die Hauptwurzel nicht gefördert ist, die Seitenwurzeln dagegen besonders stark entwickelt sind als Flachwurzler (z.B. *Picea*).

## 6.3 Die Hauptwurzel

Die Primärwurzel entwickelt sich mehr oder weniger stark und tief in den Boden, bei Holzgewächsen bis zu mehreren Metern. Bei *Tamarix* wurden Wurzeln bis in eine Tiefe von 30 m gefunden.

### 6.3.1 Pfahlwurzeln

Oft ist die Verzweigung der Hauptwurzel gehemmt, und es entstehen ausgesprochenen Pfahlwurzeln mit oft nur wenigen Nebenwurzeln (z.B. *Taraxacum officinale*, Asteraceae). Diese besonders der Stoffspeicherung dienenden Wurzeln werden in einigen Fällen wirtschaftlich genutzt.

Genannt seien hier die Schwarzwurzel (*Scorzonera hispanica*, Asteraceae) und der Meerrettich (*Armoracia lapathifolia*, Brassicaceae).

- *Scorzonera* sp., *Brassica* sp., *Capsicum* sp.; Wurzelsysteme [Rauh, W. 1950: 30]
- *Taraxacum officinale*; Habitus

### 6.3.2 Rüben

Eine Rübe ist eine Hauptwurzel, die zum Zweck der Speicherung besonders verdickt ist, und bei der in die Verdickung zusätzlich noch ein basaler Teil der Achse mit einbezogen ist, mindestens aber das Hypokotyl (auf die Abgrenzung von Sprossknolle, Sprossrübe und Rübe wurde schon im Kapitel „Achsenanatomie“ eingegangen).

Bei Pflanzen mit Rüben kann man hinsichtlich der Lebensform zwischen Rübenpflanzen und Rübengeophyten unterscheiden. Rübenpflanzen sind hapaxanthe, meist bienne (2-jährige) Gewächse. Sie bilden im ersten Jahr ihrer Entwicklung meist eine Blattrosette und eine Rübe. Erst im zweiten Jahr wird mit der Ausbildung einer Infloreszenz die Entwicklung abgeschlossen. Beispiele für solche Rübenpflanzen sind unter den Nutzpflanzen die Karotte (*Daucus carota*, Apiaceae), die Arten der Gattung *Beta* (Chenopodiaceae) und der Rettich (*Rhaphanus sativus* var. *nigra*, Brassicaceae).

Rübengeophyten sind dagegen pollacanth, perennierende Pflanzen. Sie bilden an den Rüben in jeder Vegetationsperiode Erneuerungsknospen. Beispiele hierfür sind etwa die Kermesbeere (*Phytolacca americana*, Phytolaccaceae), die Zaurübe (*Bryonia dioica*, Cucurbitaceae) oder der Gelbe Enzian (*Gentiana lutea*, Gentianaceae).

- Knollen und Rüben [Rauh 1950: 138]
- Wuchsformen der Rübenpflanzen [Rauh 1950: 128a]
- Daucus carota*
- Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* var. *alba*
- Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* var. *altissima*
- Rhaphanus sativus* var. *niger*; blühend
- Phytolacca americana*; blühend
- Phytolacca americana*; Rübe
- Bryonia dioica*; blühend
- Bryonia alba*; Rübe [@@@, 19@@: 99]
- Gentiana lutea*; blühend

## 6.4 Sprossbürtige Wurzeln

Werden bei den Dikotylen am Spross zusätzliche Wurzeln (= sprossbürtige Wurzeln, Neben- oder Beiwurzeln) gebildet, so können diese unterschiedliche Form und Funktion haben.

Bei der Erdbeere (*Fragaria vesca*, Rosaceae) oder von *Oxalis* (Oxalidaceae) dienen sie der Ernährung der durch Ausläufer sich vegetativ vermehrenden Sprosse.

### 6.4.1 Wurzelknollen

Ebenso häufig ist eine Verdickung der sprossbürtigen Wurzeln in Dienst der Speicherspeicherung als sog. Wurzelknollen.

Als Beispiel seien hier die Dahlie (*Dahlia sp.*, Asteraceae) genannt sowie die als Nahrungsmittel verwendete Batate (*Ipomoea batatas*, Convolvulaceae), die Zuckerwurz (*Sium sisarum*, Apiaceae), der Maniok (*Manihot utilissima*, Euphorbiaceae) und die Yamswurzel (*Dioscorea batatas*, Dioscoreaceae).

- Lathyrus tuberosus* u. *Sium sisarum*, adventive Speicherwurze [Rauh 1950: 137]
- Ipomoea batatas*; adventive Speicherwurzeln [Rauh, W. 1950: 135]
- Manihot utilissima* u. *Dioscorea batatas* [Rauh, W. 1959: 136]
- Dioscorea esculenta*; Anbau in Trinidad [Brücher, H. 1977: I.47]
- Dioscorea sp.*; Landsorten [Brücher, H. 1977: I.46]

## 6.5 Adventivwurzeln

Als Adventivwurzeln werden solche Wurzeln bezeichnet, die auf Grund eines äußeren Reizes, z.B. einer Verletzung, entstehen, z.B. an Blattstecklingen oder bei einer Gallbildung (z.B. bei einigen *Poa*-Arten).

## 6.6 Wurzeln mit besonderer Funktion

Wie die Achse, so bilden auch die Wurzeln Differenzierungen aus, deren Hauptfunktion weder die Speicherung noch die reine Stoffversorgung oder die bloße Verankerung im Boden ist.

### 6.6.1 Zugwurzeln

Zugwurzeln dienen bei zwei- oder mehrjährigen Stauden dem Schutz der Erneuerungsknospen, die durch eine Wurzelverkürzung in Bodennähe oder unter die Erdoberfläche gezogen werden. Junge Rhizome oder Zwiebeln werden nach der Keimung durch solche Wurzeln unter die Erdoberfläche gezogen.

- *Petroselinum crispum* (Mill.) Nym. ssp. *tuberosum* Soo, Rüben *Foeniculum vulgare* u. *Gentiana lutea*, Rübenwurzeln mit Kontraktionsringen [Rauh, W. 1950: 32]

Äußerlich sind die Zugwurzeln an einer starken Querringelung der Primärwurzeln ihrem proximalen Abschnitt zu erkennen, bei „Rüben“ kann das Hypokotyl und das Epikotyl mit einbezogen werden. Die Verkürzung kann 10 - 25 % betragen werden.

Bei Rhizom-, Zwiebel- oder Knollengeophyten werden die Speicherorgane der jungen Pflanze in die endgültige Wuchstiefe unter der Erdoberfläche gezogen. Das Rhizom des Spargels (*Asparagus officinalis*, Asparagaceae) wächst in einer Tiefe von 20 - 40 cm. Es erreicht diese endgültige Tiefe erst nach ca. 3-4 Jahren. Als weitere Beispiele seien die Türkenbundlilie (*Lilium martagon*, Liliaceae; mit Zwiebel), der Aronstab (*Arum maculatum*, Araceae; mit Sprossknolle) und der Krokus (*Crocus* sp., Iridaceae) genannt.

- *Asparagus officinalis*, Rhizom [Rauh 1950: 72]
- *Lilium martagon*; Zugwurzeln [Troll 1937/43: 1946]
- *Arum maculatum*; Zugwurzeln [Troll, W. 1973: 106]

### 6.6.2 Haft- und Rankenwurzeln

Ebenso wie die Achse kann auch die Wurzel zur Festheftung der Pflanze an eine Unterlage zu einer Ranke oder einem Haftorgan umgebildet sein. Es handelt sich hierbei meist um sprossbürtige Wurzeln.

Haftwurzeln bilden etwa der Efeu (*Hedera helix*, Araliaceae) oder einige *Tillandsia*-Arten (Bromeliaceae). Die Vanille (*Vanilla planifolia*, Orchidaceae) bil-

det an ihren Sprossen außer Rankenwurzeln noch stärkere Nährwurzeln aus. Bei *Philodendron* werden ebenfalls zwei verschieden differenzierte Wurzeln ausgebildet (= Heterorhizie), Haftwurzeln und Nährwurzeln.

- *Vanilla planifolia*; Rankenwurzeln [Troll, W. 1937-43: 2009] *Rhizophora* sp. u. *Pandanus pacificus*, Stelzwurzeln; *Philodendron bipinnatifidum*, Haftwurzeln; *Gymnocactus man-dragona*, Wasserspeicherwurzel [Jurzitza, G. 1987: 105]

### 6.6.3 Stelzwurzeln

Stelzwurzeln ermöglichen oder erhöhen die Standfestigkeit der Pflanze.

Bei einigen Mangrovepflanzen sind es bogig (*Rhizophora*) oder schräg (*Pandanus*) abwärts wachsende, sprossbürtige Wurzeln.

Bei den sog. Würgefeigen (*Ficus* sp., *Moraceae*) bilden sich lange, dem Boden zustrebende Luftwurzeln, die im Verlauf ihrer Entwicklung durch reichliche Symphyen einen Scheinstamm bilden können. Der Wirtsbaum wird dabei vollständig umwachsen und stirbt schließlich ab.

Bei *Ficus bengalensis* u.a. bilden sich an den weit ausladenden Ästen sprossbürtige Wurzeln, die sich ihrerseits stammartig verdicken und die Äste abstützen. Es entsteht so ein ganzer, von nur einem Individuum gebildeter „Wald“. Exemplare von *Ficus bengalensis* können einen Kronendurchmesser von 120 m und einer Grundfläche von 2,2 ha haben.

- *Ficus* sp. auf *Adansonia* [Troll 1973: 351]
- *Ficus bengalensis* [Troll 1937/43: 2123]
- *Ficus bengalensis*; Stelzwurzeln

### 6.6.4 Atemwurzeln

Einige im Sumpf oder in der Mangrove lebende Pflanzen bilden sog. Atemwurzeln aus, die über die Wasseroberfläche ragen und durch Ausbildung eines Durchlüftungsgewebes einen Gasaustausch ermöglichen.

Diese Atemwurzeln kommen durch unterschiedliche Entwicklungen zustande.

Bei *Sonneratia* handelt es sich einfach um negativ geotrope Seitenwurzeln. Diese bilden an der Basis abwärtsgerichtete "Ankerwurzeln" und dicht unterhalb des Substrates flach streichende Nährwurzeln. Bei *Jussiaea repens* (*Onagraceae*), einer Staude, werden an plagiotropen Seitenzweigen, die entweder auf der Wasseroberfläche liegen oder sich unter Wasser befinden, negativ geotrope, sprossbürtige Wurzeln gebildet. Diese Pneumatorrhizen besitzen ein umfangreiches Aerenchym, während ihnen die Rhizodermis vollständig fehlt (Troll 1943: 2292). Bei der Sumpfyzypresse (*Taxodium* sp., *Taxodiaceae*) und bei *Ceriops roxburghiana* kommt es zur Bildung von sog. Wurzelknien. Dies sind durch einseitiges sekundäres Dickenwachstum der Wurzel entstandene Zapfen.

- Sonneratia caseolaris* Engler; Atemwurzeln
- Taxodium distichum*; Habitus
- Taxodium distichum*; Wurzelknie

### 6.6.5 Assimilationswurzeln

Einige epiphytische Orchideen (z.B. *Chiloschista luniferus* oder *Taeniophyllum glandulosum*) bilden nur noch kleine, schuppenförmige Blätter an den Infloreszenzen aus. Die Assimilation wird vollständig von den grünen und oft bandartig abgeflachten Wurzeln übernommen.

- Chiloschista luniferus*; Assimilationswurzeln
- Taeniophyllum glandulosum*

### 6.6.6 Sprossbildende Wurzeln

Wie schon im Kapitel „Wurzelbürtige Sprosse“ besprochen, sind einige Wurzeln in der Lage, neue Sprosse zu bilden. Diese sprossbildenden Wurzeln dienen der vegetativen Vermehrung. Bei der Robinie (*Robinia pseudacacia*), bei der Ackerkratzdistel (*Cirsium arvense*) oder dem Ampfer (*Rumex acetosella*) bewirkt dies, dass diese Pflanzen in Kultur schwer auszurotten sind, da oft auch kleine Wurzelreste einen neuen Spross bilden können. Bei der Batate (*Ipomoea batatas*, Convolvulaceae) erfolgt die Vermehrung in Kultur durch Auspflanzen der Wurzelknollen. Diese bilden ihrerseits dann aus Wurzelknospen mehrere neue Sprosse.

- Rumex acetosella*; Wurzelsprosse [Troll, W. 1973: 369]
- Euphorbia cyparissias*; Wurzelsprosse [Troll, W. 1973: 370]

### 6.6.7 Wurzeldornen

Bei einigen Palmen, z.B. *Acanthorrhiza* oder *Mauritia* sind kurze, sprossbürtige Wurzeln am Stamm zu Dornen umgebildet. Die Festigkeit beruht auf einer Sklerifizierung der Wurzelrinde. Die Kalyptra wird bei in der Entwicklung abgestoßen.

## 7 Anatomie der Wurzel

Wie bei der Achse kann man auch bei der Wurzel die drei Gewebesysteme unterscheiden, das Abschlussgewebe, das Grundgewebe und das Leitgewebe. Topographisch nimmt man auf einem Querschnitt durch eine Wurzel die Einteilung in Rinde und Zentralzylinder vor. Die außen liegende Rinde ist zum zentralen Leitgewebe hin durch ein "inneres" Abschlussgewebe abgegrenzt, die Endodermis.

(Tafelzeichnung) Querschnitt durch Primäre Wurzel: Epidermis, Rinde, Endodermis, Zentralzylinder mit Perizykel und Leitgewebe

- Ranunculus repens, Wurzel quer

### 7.1 Bildungsgewebe

Wie die Sprossachse und das Blatt wächst auch die Wurzel mittels eines Apikalmeristems. Diese Bezeichnung wird verwandt, obwohl das Meristem im Gegensatz zu dem der Achse genaugenommen subapikal gelegen ist, nämlich unterhalb der Kalyptra, der Wurzelhaube. Das Apikalmeristem der Wurzel ist ein primäres Meristem, denn es lässt sich direkt vom embryonalen Gewebe des Embryos ableiten und - wenn man die andere Definition benutzt - es baut die „primäre“ Wurzel auf.

#### 7.1.1 Scheitelzellen

Die meisten Farne haben Scheitel mit einer einzelnen Scheitelzelle. Diese kann 4-schneidig sein, die Kalyptra ist dann undeutlich abgetrennt. Ist sie wie bei *Azolla* 3-schneidig, so besitzt die Kalyptra eine eigene Initiale. Als Ausnahme unter den Pteridophyten kommen bei den Marattiaceae auch Scheitel mit mehreren Initialen vor.

(Tafelzeichnung) Längsschnitt durch eine Farnwurzelspitze

- *Dennstaedtia* sp.; Wurzelspitze mit vierschneidiger Scheitelzelle [Esau, K. 1969: 32]

#### 7.1.2 Geschlossene Scheitel

Nach Guttenberg (1960) bezeichnet man einen solchen Scheitel als geschlossen, bei denen eine oder mehrere Geweberegionen auf gesonderte Initialengruppen zurückverfolgt werden können.

Geschlossene Scheitel kommen bei den Dikotyledonen und den Monokotyledonen vor. Sie sind häufig charakterisiert durch drei Initialenlagen. Der sog. Dikotylen- und Monokotylen-Untertyp unterscheidet sich kurz gesagt darin, ob die Rhizodermis aus denselben Initialen hervorgeht wie die Rinde oder ob sie auf eine eigene Initiale zurückzuführen ist.

### **(a) Dikotylentyp**

Bei sog. Dikotylentyp des geschlossenen Scheitels können übereinander die folgenden drei Initialenlagen unterschieden werden. Diese liefern Zellen an das Plerom (= junger meristematischer Zentralzylinder), welches den Zentralzylinder bildet, an das Periblem (junge meristematische Rinde), welches die Rinde bildet und an das Dermatokalyptragen, aus dem die Rhizodermis und die Kalyptra hervorgehen. Dieser Scheiteltyp ist häufig bei Dikotylen, kommt aber auch bei *Arecaceae* vor.

(Tafelzeichnung) Längsschnitt durch eine Dikotylenwurzelspitze

- *Nicotiana tabacum* und *Allium sativum*; Wurzelvegetationspunkt [Esau, K. 1969: Taf. 20]

### **(b) Monokotyledonentyp**

Die meisten Monokotylenscheitel besitzen demgegenüber ein Plerom, ein Periblemodermatogen und ein Kalyptrogen. Hier gehen also die Rinde und die Rhizodermis aus einer gemeinsamen Initialenlage hervor, und die Kalyptra besitzt ihre eigenen Initialen im Scheitel.

Dieser Bautyp ist häufig bei den Monokotylen; bei einigen monokotylen Wasserpflanzen wie *Hydrocharis*, *Lemna*, *Pistia* entwickelt sich die Epidermis unabhängig von Rinde und Haube.

(Tafelzeichnung) Längsschnitt durch eine Monokotylenwurzelspitze

- *Zea mays*; Wurzelvegetationspunkt (Esau, K. 1969: Taf. 82)

### **(c) Gymnospermentyp**

Einige Gymnospermen haben ebenfalls geschlossene Scheitel. Hier sind nur diskrete Initialen für den Zentralzylinder (Plerom) zu erkennen. Der Rest des Wurzelgewebes inklusive der Kalyptra entsteht aus einem mehr oder weniger klar umrissenen Initialenkomplex.

(Tafelzeichnung) Längsschnitt durch eine Gymnospermenwurzelspitze

## **7.1.3 Offene Scheitel**

Bei vielen Wurzeln fehlt allerdings eine klare Differenzierung von Initialen, denen man die einzelnen Gewebe der Wurzel zuordnen könnte. Man bezeichnet solche Scheitel - ebenfalls nach Guttenberg (1960) - als offene Scheitel. Bei diesen besteht eine ähnliche Organisation wie im Sprossscheitel mit einer distalen Ruhezone („quiescent centre“) und einer teilungsaktiveren peripheren Zone.

Offene Scheitel kommen vor bei einigen Familien der Dikotyledonen wie den *Proteaceae*, *Casuarinaceae*, *Fabaceae*, *Fagaceae*, bei einem Teil der Gattungen der Monokotyledonenfamilien *Musaceae* und *Arecaceae* und bei der Gattung *Allium* sowie bei den Gymnospermen.

- *Allium sativum* u. *Zea mays*; offene und geschlossene Wurzelscheitel bei Monokotyledonen [Esau, K. 1969: 33]
- *Ophioglossum lusitanicum* und *Pinus pinea*; Wurzelscheitel (Fahn, A. 1974: 34)
- *Rhaphanus sativus*; Histoautoradiogramm einer Wurzelspitze [Cutter, E.G. 1971: 2.6]

### 7.1.4 Primäres Wachstum

Wie bei Spross ist die Teilungsaktivität nun nicht auf die unmittelbare Spitze beschränkt, sondern es finden Teilungen noch in beträchtlicher Entfernung vom Scheitel statt. Das Maximum der Teilungsrate liegt z.B. bei *Phleum* in einer Entfernung von 600 - 650 µm vom Scheitel. Bei *Zea* sind es 4 mm (bis 8-10 mm). Die Mitoserate hat ein Maximum bei 1,2 mm und geht bei etwa 2,5 mm auf 0.

Auf die apikale Teilungszone folgt in der Wurzelspitze eine ausgedehnte Streckungszone. Diese ist gefolgt von der Differenzierungszone.

- *Allium cepa*; Wurzelspitzenwachstum [Esau, K. 1969: 151]

## 7.2 Primäre Gewebe

### 7.2.1 Kalyptra

Die Kalyptra (griech. Calyptra = Decke, Schleier) liegt als schützende Haube über dem eigentlichen Scheitelmeristem der Wurzel. Sie erleichtert das Eindringen der Wurzel in den Boden durch ihre schleimige Konsistenz der Außenwände. Ebenso verschleimen die Wände zwischen Protoderm und Kalyptra. Die von der Kalyptra laufend abgegebenen Zellen bleiben noch eine Zeit lang turgeszent. Die meist am distalen Zellende liegenden Stärkekörner dienen der Schwererezeption (sog. Statolithenstärke). Diese Stärke wird nur unter extremem Hungerzustand abgebaut. Besonders dicke und widerstandsfähige Kalyptren findet man bei den Luftwurzeln vieler tropischer Pflanzen (z.B. *Pandanus* oder *Philodendron*).

- Wurzelspitze mit Statholithenstärke in der Kalyptra; längs
- *Pandanus* sp.; Stelzwurzeln mit dicker Kalyptra

### 7.2.2 Rhizodermis

Die Rhizodermis ist die Epidermis der Wurzel, welche entsprechend ihrer Funktion nicht nur als Abschlussgewebe, sondern auch besonders als Absorptionsgewebe differenziert ist.

#### (a) Entstehung

Sie entsteht, wie schon ausgeführt, bei geschlossenen Scheiteln aus einem Dermatokalyptragen oder einem Dermatogen, oder bei geschlossenen Scheiteln aus einem gemeinsamen Initialenkomplex zusammen mit Rinde und Kalyptra.

## **(b) Charakterisierung**

Die Rhizodermis besteht aus lückenlos aneinanderschließenden, leicht längs-gestreckten Zellen mit dünnen Wänden. Eine Cuticula ist angeblich möglich. Bei luftexponierten und langlebigen Wurzeln vor allem der Monokotylen gibt es verdickte Außenwände.

## **(c) Wurzelhaarbildung**

Die Wurzelhaare werden unmittelbar hinter der Wurzelspitze gebildet, sie sterben in den älteren Partien ab. Es sind röhrenförmige Ausstülpungen der Epidermisaußenwand die nur selten verzweigt sind. Ihre Länge beträgt 80 - 1500 µm, ihr Durchmesser 5 - 17 µm. Die Zellen sind stark vakuolisiert, der Kern liegt parietal.

Die Wasseraufnahme kann aber auch über haarlose Zellen erfolgen. Die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme ist im Übrigen nicht von der Haarlänge abhängig, kurze Haare nehmen sogar schneller Wasser auf als lange.

Durch die Haarbildung wird die Oberfläche der Wurzel stark vergrößert. Eine Wurzel des Roggens (*Secale cereale*) besitzt etwa 13.800.000 Wurzeln mit einer Oberfläche von 235 m<sup>2</sup> und 14.000.000.000 Wurzelhaare mit einer Oberfläche von 400 m<sup>2</sup> in einem Erdvolumen von 1/22 m<sup>3</sup>. Die Oberfläche der unterirdischen Teile beträgt somit das 130-fache der Oberfläche aller oberirdischen Teile.

Die Wand der Wurzelhaare besteht aus Cellulose und Pektin. Verschiedene Schichtungen sind hier im Einzelnen möglich. Entweder besteht die Wand aus einer Pektinmatrix mit Cellulosefibrillen, aus einem cellulosehaltigen Teil, welcher von einer Pektinschicht umgeben ist oder insgesamt aus - von außen nach innen - einer Schleimschicht, der Cuticula, einer Pektinschicht und einer cellulosehaltigen Pektinschicht.

Die Entwicklung der Wurzelhaare erfolgt akropetal hinter der Zone größter Teilungsraten als Ausstülpung am apikalen Zellende. Die Haare wachsen an der Spitze, hier ist das Plasma dichter, und die Fibrillen sind unregelmäßiger in ihrer Anordnung.

Oft besteht in der Rhizodermis eine deutliche Differenzierung in Trichoblasten und Atrichoblasten, welche teils taxonomisch verwertbar ist (z.B. bei den Poaceae).

Die Lebensdauer der Wurzelhaare beträgt meist wenige Tage. Die alten Haare kollabieren, die Wände verkorken oder verholzen wenn sie nicht ganz abgestoßen werden. Es gibt aber auch ausdauernde Haare, die dickwandig und dann funktionslos sind.

- *Lepidium sativum*; Wurzelspitze mit Wurzelhaaren [Jurzitza, G. 1987: 28]

## 7.2.3 Rinde

### (a) Exodermis (Hypodermis)

Charakteristisch für die Wurzel ist die Ausbildung einer besonders differenzierten subepidermalen Zellschicht, der Exodermis, die im Normalfall nach Absterben der Rhizodermis den Schutz der Wurzel übernimmt. Sie stellt also das/ein sekundäres Abschlussgewebe der Wurzel dar. In Ausnahmefällen kann sie vielschichtig sein.

Die Zellwände besitzen in einigen Fällen einen Casparyschen Streifen. Häufiger ist eine Suberinlamelle auf der Innenseite der Primärwand. Die Suberinlamelle ist von Celluloseschichten bedeckt, welche verholzen können. Die Protoplasten der Zellen bleiben im ausdifferenzierten Zustand wohl erhalten. Der Exodermiszylinder kann von einzelnen unverkorkten Durchlasszellen unterbrochen sein.

- Smilax aspera*; Exodermis [Esau, K. 1969: 148]
- Smilax regeli*; fünfschichtige Exodermis [Jurzitza, G. 1987: 95]

### (b) Rindengewebe

Bei Wurzeln von Gymnospermen und Dikotylen, welche ein sekundäres Dickenwachstum aufweisen, ist die Rinde meist homogen parenchymatisch entwickelt. Entsprechend ihrer Entstehung im Apikalmeristem zeigen die Zellen oftmals eine radiale Reihung und tangential Schichtung.

Die Differenzierung als Aerenchym ist häufig. Schizogene Interzellularräume können sehr früh an der Spitze der Wurzel entstehen, so beim Weizen nur 50 - 100 µm hinter dem Meristem. Eine lysigene und rhexigene Entstehung ist ebenfalls möglich. Verbreitet ist die Aerenchymbildung bei Poaceae, Cyperaceae, Arecaceae und vielen Sumpf- und Wasserpflanzen anderer Familien.

Auch die Bildung eines ausgesprochenen Chlorenchyms ist möglich, so bei blattlosen Orchideen oder anderer Epiphyten. Chlorophyll ist aber ebenso in vielen anderen Wurzeln nachzuweisen, wenn diese dem Licht ausgesetzt sind.

Ein Sklerenchym ist oftmals dann ausgebildet, wenn die primäre Rinde wie bei den meisten Monokotyledonen erhalten bleibt. Es besteht meist aus einem mehrere Zellen dicken Zylinder direkt unter der Hypodermis oder über der Endodermis. Die Zellen können langgestreckt oder fast isodiametrisch sein. Einige Palmen besitzen in der Primären Rinde Fasern, die einzeln und zerstreut oder in Strängen angeordnet sein können. Sklereiden sind z.B. aus den Wurzeln von *Nymphaea* bekannt.

Bei einigen Dikotylen-Familien (z.B. Rosaceae, *Pyrus communis*) kommen in der Rinde Zellen mit bandartigen Verdickungen in den Radialwänden vor. Diese Zel-

len werden nach der Form dieser Verdickung als "Φ"-Zellen bezeichnet und sind der Definition nach als Kollenchym zu bezeichnen.

- Ranunculus repens; primäre Wurzel quer mit Interzellularräumen
- Chiloschista luniferus; Habitus
- Nymphaea mexicana; Sklereide in der Wurzel [Cutter, E.G. 1987: 6.4]

### (c) Endodermis

Die besprochene Rinde ist zum Zentralzylinder durch ein inneres Abschlussgewebe abgegrenzt, die Endodermis. Als inneres Abschlussgewebe zeigt sie folgende spezielle Anpassungen. Je nach Differenzierungsgrad, der von Alter und Pflanzengruppe abhängt, kann man zwischen einer primären, einer sekundären und einer tertiären Endodermis unterscheiden.

Die sog. primäre Endodermis besitzt in den Radialwänden einen mit Lignin und Suberin imprägnierten Streifen, den sog. Casparyschen Streifen. Bei Angiospermen mit sekundärem Dickenwachstum der Wurzel ist dies der Endzustand der Entwicklung, ebenso bei den Gymnospermen (nach Esau 1969).

Bei den Monokotyledonen geht die Entwicklung der Endodermis weiter. Hier wird die gesamte Zellwand zusätzlich von einer Schicht Suberin bedeckt. Dieser Differenzierungsgrad, die sekundäre Endodermis, ist dann der Entwicklungsendzustand bei den Pteridophyten und bei den Gymnospermen (nach Braune/Lehmann/Taubert).

Bei den Monokotyledonen geht die Entwicklung noch weiter zur sog. tertiären Endodermis. Hier ist zusätzlich noch eine dicke Celluloseschicht aufgelagert, die im Querschnitt „U“- oder „O“-förmig aussehen kann. Dementsprechend findet man die Bezeichnungen „U“- und „O“-Endodermis. Alle Wandschichten können hier verholzen.

Die Differenzierung der Endodermis beginnt über dem Phloem. Über dem Xylem bleiben sog. Durchlasszellen frei, die aber meist später ebenfalls dicke Zellwände entwickeln.

- Schema einer Endodermiszelle [Esau, K. 1969: 144]
- Cucurbita pepo; primäre Endodermis [Jurzitza, G. 1987: 37 A, B]
- Cucurbita pepo; Casparyscher Streifen [Jurzitza, G. 1987: 37 C, D]
- Zea mays; tertiäre Endodermis [Jurzitza, G. 1987: 38]

### 7.2.4 Zentralzylinder

Das Zentrum der Wurzel wird vollständig vom Zentralzylinder eingenommen. Er ist bei der Wurzel deutlicher von der Rinde abgesetzt als bei der Achse, da hier die Rinde stets vom Zentralzylinder durch die Endodermis abgetrennt ist. Er besteht aus einem radialen (= zentralen) Leitbündel und grenzt außen mit pa-

renchymatischem Gewebe, dem Perizykel, an die innere Abschlusschicht der Rinde, die Endodermis.

### **(a) Perizykel**

Der Perizykel ist topographisch definiert als alles Gewebe zwischen dem Leitgewebe und der Endodermis. Er ist meist einschichtig, bei vielen Monokotyledonen aber auch einigen Dikotyledonen ist er mehrschichtig. Für die Gymnospermen sind mehrere Schichten typisch. Perizykellos können Wasserpflanzen sein, oder der Perizykel ist hier radial unterbrochen.

Meist ist er differenziert als dickwandiges Parenchym. Bei den dikotylen Angiospermen und den Gymnospermen entstehen durch "Remeristematisierung" aus diesem Gewebe die Seitenwurzeln, das Periderm und, beim Einsetzen des Sekundären Dickenwachstums, ein Teil des Bündelkambiums.

Bei Monokotyledonen, die ja in der Wurzel kein sekundäres Dickenwachstum haben, wird der Perizykel häufig teilweise oder vollständig sklerifiziert.

- Ranunculus sp.; Zentralzylinder der Wurzel
- Smilax sp.; Wurzel quer, mehrschichtiger sklerifizierter Perizykel

### **(b) Leitgewebe**

Wie schon erwähnt, stellt das Leitgewebe in der Wurzel ein radiales Leitbündel dar; Xylem- und Phloemteile wechseln sich in jeweils radialer Anordnung im Zentralzylinder ab. Im Zentrum des Bündels kann parenchymatisches Gewebe, also eine Art "Mark", vorhanden sein.

Entsprechend der Anzahl der Protoxylempole werden Wurzeln als monarch, diarch, triarch ... bis polyarch bezeichnet. Die Anzahl der Protoxylempole ist charakteristisch für viele Pflanzengruppen. Sie ist allerdings nicht konstant, sondern hängt offenbar von der Querschnittsfläche des Leitzylinders ab, oftmals in ein und derselben Wurzel.

Die Dikotyledonen besitzen meist zwei bis vier Protoxylempole, in seltenen Fällen treten auch höhere Anzahlen bis hin zu acht auf. Monarch sind die Wurzeln von *Trapa*.

Bei den Monokotyledonen ist die Hauptwurzel ähnlich organisiert wie die Wurzeln der Dikotyledonen. Die Nebenwurzeln besitzen aber meist eine größere Anzahl von Xylempolen (bis zu 100 bei den Palmen) und haben im Zentrum stets ein Mark.

Das radiale Leitbündel der Wurzel ist exarch, das heißt, die Differenzierung des Xylems erfolgt in zentripetaler Richtung. Das Phloem folgt derselben Differenzierungsrichtung; der Begriff "exarch" wird hier allerdings nicht verwendet.

- Ranunculus repens; Wurzel quer mit primärer Endodermis
- Ranunculus repens; Wurzel quer mit tertiärer Endodermis

### 7.2.5 Seitenwurzelbildung

In einiger Entfernung vom Apikalmeristem entstehen die Seitenwurzeln. Ihre Bildung wird eingeleitet durch peri- wie auch antiklinale Teilungen im Perizykel. Bei vielen Pteridophyten entstehen die Seitenwurzeln in der Endodermis.

Während die jungen Wurzelanlagen die Rinde durchwachsen, bilden sich ihre Scheitel aus. Die Endodermis kann hierbei eine Zeit lang mitwachsen und wird teilweise vielschichtig. Die Endodermis der Hauptwurzel bildet ein Kontinuum mit der Endodermis der Seitenwurzel.

Das Rindengewebe, welches die junge Seitenwurzel umgibt, bleibt in einigen Fällen noch länger an dieser hängen und trennt sich von der restlichen Rinde ab. Man bezeichnet dieses Gewebe als Wurzel tasche. Besonders groß ist diese bei Wasserpflanzen wie z.B. *Hydrocharis*, *Lemna* oder *Eichhornia*, denen eine Kalyptra fehlt. Die Seitenwurzeln entstehen bei Dikotyledonen oft gegenüber den Xylempolen. Über den Phloempolen entstehen sie z.B. bei den Poaceae, Cyperaceae und Juncaceae. Bei diarchen Wurzeln können Seitenwurzeln auch zwischen Phloem und Xylem entstehen, so dass insgesamt an der Wurzel vier Längsreihen von Seitenwurzeln zu sehen sind (z.B. *Daucus carota*, Apiaceae).

- Daucus carota*; Seitenwurzelbildung [Esau, K. 1969: 155]
- Lemna* sp.; Wurzel tasche
- Schema der Seitenwurzelentstehung [Esau, K. 1969: 149]

## 7.3 Sekundärer Bau

### 7.3.1 Kambiumbildung

Das Kambium der Wurzel entsteht aus dem Perizykel und dem Parenchymgewebe zwischen den Xylem- und den Phloempolen des radiären Leitbündels. Die ersten Teilungen treten im letztgenannten Bereich auch. Durch zunächst verstärkte Teilungsaktivität wird der im Querschnitt zunächst sternförmige Verlauf des Kambiums schnell ausgeglichen.

- Ranunculus repens*; Wurzel mit beginnendem Sekundären Dickenwachstum [Esau, K. 1969: 152]

### 7.3.2 Das sekundäre Gewebe

Das sekundäre Gewebe der Wurzel unterscheidet sich von dem der Achse meist nur quantitativ. So wird z.B. in der Wurzel mehr Parenchym gebildet als in der Achse, was wohl mit den verschiedenen Umweltbedingungen über und unter der

Erde zusammenhängt, den unterirdische Achsen, also Rhizome, ähneln in ihrer Differenzierung mehr den Wurzeln als den oberirdischen Achsen.

Verglichen mit der Achse (s. Esau 1969: 384) hat die Wurzel außerdem einen größeren Anteil von Rinde am Querschnitt, einen geringeren Faseranteil pro Rindenfläche, weniger Fasern im Xylem, oft eine geringere Anzahl von Gefäßen, undeutlichere Zuwachszonen, bei Gymnospermen größere Mengen an Strahlgewebe, breitere und längere Tracheiden mit alternierender Tüpfelung und möglicher Tüpfelung in den Tangentialwänden und mehr Speicherstärke.

- Pinus sp.; Wurzel im Sekundären Zustand



## 8 Kormusanpassungen („Ökomorphologie“)

Die drei "Grundorgane" des Kormus, Achse, Blatt und Wurzel, wurden bis hierher meist nur in ihrer "normalen" Morphologie und Anatomie beschrieben. Im Folgenden werden sie speziell bezüglich ihrer Anpassungen an die jeweilige Umwelt unter dem Einfluss von

- Wasser,
- Temperatur,
- Licht- und Wärmeeinstrahlung,
- Gaswechsel und
- mineralischen Nährstoffen

in ihrer Anatomie, Morphologie und Lebensweise betrachtet.

### 8.1 Hydrophyten (Wasserpflanzen)

Zu den Hydrophyten im weiteren Sinne, also Pflanzen mit Anpassungen an das Leben "im" Wasser zählen außer den eigentlichen submerse Pflanzen die Wasserpflanzen mit Schwimmblättern, die Schwimmpflanzen und die Sumpfpflanzen (= Helophyten).

Zu den Anpassungen an Leitung, Festigung, Speicherung und Photosynthese kommt bei den Wasserpflanzen besonders die spezielle Anpassung an die Gas- und Nährstoffversorgung.

#### - Spross

Bei untergetaucht lebenden Pflanzen kann die Stoffaufnahme mit der gesamten Oberfläche erfolgen. Dementsprechend ist die Oberfläche oft durch Zerteilung der Blätter und reiche Verzweigung vergrößert. Besonders gut zeigt dieses Phänomen der Vergleich der Blätter von nicht vollständig untergetauchten Pflanzen (Heterophyllie). Gleichzeitig besitzt die Pflanze auf diese Weise in strömenden Gewässern einen geringeren Widerstand.

Zur schnellen Stoffaufnahme ist die Epidermis besonders angepasst. Die Epidermiszellen sind chloroplastenreich, besitzen dünne Wände und meist keine Cuticula. Spaltöffnungen und Haare fehlen meist. Die Schwimmblätter einiger Wasserpflanzen sind epistomatisch.

Das Mesophyll der Blätter ist meist dünn und einfach strukturiert, also ohne eine Differenzierung in Palisaden- und Schwammgewebe. Dicke Blätter und die Stängel ganz oder halb untergetaucht lebender Pflanzen sind von großen Interzellularen durchzogen. Das Leitgewebesystem ist nur schwach entwickelt und

befindet sich mehr im Zentrum der Achse (Anpassung an Zugbelastung). Festigungsgewebe fehlt meist.

- Ranunculus aqualis*; Heterophyllie [Troll 1937/43: 1453]
- Querschnitte von Wasserblättern [Troll 1973: 326]
- Zanichellia palustris*; Blatt quer [Strasburger 1978: 216]
- Victoria cruciata*; Habitus
- Nymphaea* sp.; epistomatisches Blatt quer

#### **- Wurzel**

Das Wurzelsystem der Wasserpflanzen kann stark reduziert sein oder fast ganz fehlen. Bei Sumpf- oder Mangrovenpflanzen können besondere Atemwurzeln ausgebildet werden.

- Ceratophyllum* sp.; Habitus
- Utricularia* sp.; Habitus
- Salvinia auriculata*; Habitus, habituelle Heterophyllie
- Lemna trisulca*; Habitus
- Wolfia arhiza*; Habitus

#### **- Salzausscheidung**

Die Mangrovenpflanzen scheiden teilweise das überschüssige Salz durch besondere Salzdrüsen aus.

- Avicennia marina*; Salzdrüse [Fahn 1979: 23]

## **8.2 Hygrophyten (Feuchtpflanzen)**

Im Gegensatz zu den Wasserpflanzen müssen die Feuchtpflanzen Einrichtungen zur Förderung der Transpiration haben. Besonders sind hier die in stets feuchter Umgebung des tropischen Regenwaldes lebenden Schattenpflanzen aber auch die teilweise emers lebenden Wasser- und Sumpfpflanzen zu berücksichtigen.

Die Blätter sind meist dünn. Ihre Epidermis hat eine nur schwach ausgebildete Cuticula. Die Stomata sind zum schnelleren Gasaustausch oft emporgehoben. eventuell vorhandene Haare sind meist lebend.

Zur aktiven Wasserausscheidung können besondere Einrichtungen vorhanden sein, die man als sog. Hydathoden zusammenfasst. Die Ausscheidung erfolgt entweder bei den Trichomhydathoden durch Haare oder durch umgewandelte Spaltöffnungen mit einem speziellen subepidermalen Gewebe (= Epithem) bei den Epithemhydathoden.

- Hypoestes taeniata* (Acanthaceae) [*Hypoestes taeniata*, Habitus]
- Ruellia portella* (Acanthaceae) [Strasburger 1978: 217]

- *Helianthus annuus* {1} u. *Cucurbita pepo* {2}, emporgehobenen Spaltöffnungen [Troll 1973: 234]
  - *Physocarpus opulifolius*; (Jurzitza, G. 1989: 45)
- (Tafelzeichnung) Epithemhydathode

## 8.3 Xerophyten

Trockenanpassungen findet man bei Pflanzen, die an wasserarmen Standorten wachsen, aber auch bei Pflanzen sehr kalter Gebiete. Diese Pflanzen transpirieren auch bei Minus-Graden, können aber bei diesen Temperaturen kein Wasser aus dem Boden aufnehmen (Frostrocknis).

### 8.3.1 Schutz vor Wasserverlust

Die Festigkeit des Pflanzengewebes wird sowohl von den Zellwänden als auch vom Zellinnendruck (Turgor) bewirkt. Die Pflanze hat also zwei Möglichkeiten, die Festigkeit der Pflanze bei niedrigem Wasserangebot bzw. hoher Verdunstung zu erhalten, nämlich durch Ausbildung von Festigungsgewebe und durch die Herabsetzung der Verdunstung selbst. Ein Teil der Einrichtungen, die die Transpiration herabsetzen, sind gleichzeitig als Schutz gegen zu starke Licht- und Wärmestrahlung anzusehen.

#### (a) Festigungsgewebe

Eine Möglichkeit der Trockenheit zu begegnen ist der Schutz vor Verdunstung. Dieser ist meist verbunden mit der Ausbildung von besonders viel Festigungsgewebe (Hartlaubigkeit), damit die Organe nicht bei geringem Turgor kollabieren. Die Epidermisaußenwände sind zu diesem Zweck meist stark verdickt. Sklerifizierte Hypodermen kommen vor bei den Nadelblättern der Gymnospermen. Osteosklereiden, die von der unteren bis zur oberen Epidermis reichen, können das Blatt mechanisch verstärken (z.B. beim Tee *Camellia sinensis*).

- *Pinus sylvestris*, Nadelblatt quer mit verdickten Epidermis- und Hypodermiswänden [*Pinus sylvestris*, Blatt quer]
- *Camellia sinensis*; Osteosklereiden zwischen den Epidermen [Troll 1973: 460]

#### (b) Transpirationsschutz

Die Pflanze transpiriert mit ihrer gesamten, der Luft ausgesetzten Oberfläche sowohl direkt über die Cuticula (= cuticuläre Transpiration) als auch über die Stomata (= stomatäre Transpiration).

Zur Verminderung der cuticulären Transpiration bilden die Pflanze teilweise mehrschichtige Epidermen mit stark verdickten Außenwänden aus. Die aufliegende Cuticula ist ebenfalls verdickt und mit dicker Wachsschicht überzogen. Zur Herabsetzung der stomatären Transpiration können die Stomata einzeln eingesenkt sein oder in "Blatthohlräumen", den sog. Stomakrypten liegen.

- Pinus silvestris* {3}, *Klopstockia cerifera* {3}; Epidermiswandverdickung und Wachsauflagerung [Troll 1973: 228]
- Gasteria nigricans*; einzelne eingesenkte Spaltöffnungen [Strasburger 1973: 218]
- Nerium oleander*; Blatt quer mit Stomakrypten
- Calluna vulgaris*; Habitus
- Calluna vulgaris*; Blatt quer, "Rollblatt"

Alles zusammen, Ausbildung von Festigungsgewebe und Einsenkung der Stomata, ergibt die zum Beispiel bei vielen Pflanzen des Mittelmeers vorkommende "Hartlaubigkeit" der Blätter wie z.B. beim Ölbaum (*Olea europaea*), beim Lorbeer (*Laurus nobilis*) und bei der Myrte (*Myrtus sp.*)

- Olea*

Tote Haare können zusätzlich die Transpiration herabsetzen. Diese Haare erfüllen zugleich den Zweck, die hohe Einstrahlung zu verringern.

- Opuntia sp.*; Habitus, Behaarung

### **(c) Oberflächenverringering**

#### **- temporär**

In wenigen Fällen ist diese Oberflächenverringering nur temporärer Art. Die Blätter sind bei Wassermangel eingerollt und können sich bei guter Wasserversorgung wieder ausbreiten.

- Stipa sp.*; auf dem Salzberg bei Oberweiden (Österreich) 28.05.87
- Stipa capillata*; echte Rollblätter [Strasburger 1979: 219]

#### **- permanent**

Mit dem Schutz vor Verdunstung geht oft eine Reduktion und Abrundung der Blattfläche einher („Nadelblätter"). Da eine unterschiedliche Mesophylldifferenzierung einer Blattober- und Unterseite dann keinen "Sinn" mehr hat, sind die Blätter meist äquifacial gebaut, d.h. die Blattspreite zeigt keine histologische Differenzierung in eine Ober- und Unterseite.

- Pinus silvestris*
- Protea lorea*; Habitus
- Hakea suaveolens*; Habitus
- Hakea sp.*; äquifaciales Blatt [Cutter 1971: 5.34]

Mit der Verkleinerung und dem Schwund der Blätter nimmt natürlich auch die Photosyntheseaktivität ab. Zur Kompensation dieses Verlustes tritt in den Stengeln Assimilationsparenchym auf. In diesem Fall sind die Sprossachsen grün gefärbt. Oft bringt bei solchen Pflanzen eine Reduktion der Blätter eine Abflachung oder sogar blattähnliche Ausbildung der grünen Sprossachsen mit sich. Sie können dann die Assimilationsfunktion übernehmen. Solche blattartigen Sprosse werden als Platycladien (Flachsprosse) bezeichnet.

Wenn sie als Seitenachsen nur begrenzt wachsen, also hierdurch besonders blattähnlich sind, nennt man sie Phyllokladien (Flachkurzsprosse).

Bei vielen *Acacia*-Arten bilden sich die Fiederblätter zu sog. Phyllodien um. Dies sind abgeflachte blattartige Strukturen, welche dem Blattstiel und der Rhachis entsprechen.

Einige *Eucalyptus*-Arten bilden sichelförmige Folgeblätter aus. Diese hängen an den Zweigen senkrecht herab und entgehen so der extremen Sonneneinstrahlung. Aus diesem Grunde gibt es unter Eukalyptusbäumen wenig Schatten ("schattenlose Wälder").

Ein weiteres Beispiel für permanente Oberflächenvergrößerung ist die Dornenbildung. Dornen sind spitze starre Gebilde, die sehr viel Festigungsgewebe haben. Sie sind durch Umbildung von Blättern, Sprossachsen oder in seltenen Fällen von Wurzeln entstanden. Verdornung ist vor allem bei Pflanzen typischer Trockengebiete (Wüste; Steppe) verbreitet, kommt jedoch als sehr guter Schutz gegen Tierfraß auch bei einigen nicht xeromorphen Pflanzen vor.

- Acacia heterophylla*; Phyllodien [Troll 1937/43: 992]
- Opuntia vulgaris*; Habitus
- Eucalyptus* sp.; Blätter
- Eucalyptus* sp.; Habitus

### 8.3.2 Wasserspeicherung

Viele Xerophyten können nicht nur die Wasserabgabe stark einschränken, sondern speichern außerdem Wasser in besonderen Wassergeweben für die oft langen Dürrezeiten. Die speichernden Gewebe weisen eine fleischig-saftige Beschaffenheit (Sukkulenz) auf. Man nennt deshalb die wasserspeichernden Xerophyten auch Sukkulente.

#### (a) Wurzelsukkulenz

Wasserspeichernde Wurzeln liegen natürlich vor bei allen heimischen Rübenpflanzen aus den Familien der Apiaceae, Cucurbitaceae, Asteraceae, oder Asclepiadaceae. Bei einigen Cactaceae wird eine wasserspeichernde (Hauptwurzel-) Knolle ausgebildet.

- Chlorophytum comosum* (Grünlilie, Liliaceae); Wurzeln
- Kakteen mit Wasserspeicher-(Haupt)Wurzelknolle

#### (b) Blattsukkulenz

Die Blattsukkulenten sind schon äußerlich an den starken Verdickungen der Blätter zu erkennen. In der heimischen Flora findet man z.B. die Fetthenne (*Sedum album*, Crassulaceae) oder die Hauswurz (*Sempervivum* sp.). Als weitere Vertre-

ter seinen genannt die Gattungen *Aeonium* (Crassulaceae), *Agava* (Agavaceae), *Aloe* (Liliaceae) und *Escheveria* (Liliaceae).

- Sedum album* (Weisse Fetthenne, Crassulaceae); Habitus
- Sempervivum* sp. (Hauswurz, Crassulaceae)
- Aeonium tabuilforme* (Crassulaceae); Blattrosette
- Echeveria secunda*; Habitus
- Agava americana* (Agavaceae); Habitus
- Aloe* so. (Liliaceae); Habitus

Bei den Aizoaceae/Mesembryanthemaceae (Mitternachtsblumengewächse) lässt sich eine Ableitungsreihe von reich verzweigten Vertretern (*Glottiphyllum* od. *Carpobrotus*) bis hin zu den stark reduzierten sog. "Lebenden Steinen" z.B. der Gattung *Lithops* verfolgen.

- Glottiphyllum linguiforme*; Habitus
- Lithops* spsp.; Habitus

(Tafelzeichnung) Ableitung von *Lithops* aus *Glottiphyllum*

Zur Wasserspeicherung können im Blatt unterschiedliche Gewebe speziell ausgebildet sein. Bei der Gattung *Peperomia* (Peperomiaceae) ist es eine mehrschichtige Epidermis, bei *Rhoeo discolor* eine mehrschichtige Hypodermis und bei der Gattung *Aloe* das Mesophyll. Viele Blattsukkulente speichern allerdings das Wasser gleichmäßig im Blattgewebe ("Diffuser Wasserspeicher").

### (c) Stammsukkulenz

Bei den Stammsukkulente fungiert der gesamte Achsenkörper als Wasserspeicher und weist deswegen einen meist erheblichen Umfang auf. Die Laubblätter sind dagegen stark reduziert oder fehlen ganz. Die so erzielte Oberflächenverringerng wird oft noch dadurch gesteigert, dass die Sprosse ihr Längenwachstum einschränken. Im Extremfall wird eine Kugelgestalt erreicht.

Die in ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen als Anpassung an Trockenklimate entstandene stammsukkulente "Kaktusform" ist ein Beispiel für Konvergenz. Darunter versteht man gleichartige Entwicklung von systematisch auseinanderstehenden Arten.

Als Beispiel für eine solche Konvergenz seien hier Vertreter mehrerer Pflanzenfamilien vorgestellt, die eine sukkulente Achse und an den Sprossspitzen einen mehr oder weniger gedrängten Blattschopf haben: *Pachypodium lamarei* (Madagaskarpalme, Apocynaceae), *Pelargonium paniculatum* (Geraniaceae), *Senecio* sp. (Asteraceae), *Alluaudia ascendens* (Didiereaceae).

- Pachypodium lamarei* (Madagaskarpalme, Apocynaceae); Habitus
- Pelargonium paniculatum* (Geraniaceae); Habitus
- Senecio* sp. (Asteraceae); Habitus
- Alluaudia ascendens* (Didiereaceae); Habitus

- *Binghamia melanostele* (Cactaceae), *Euphorbia cereiformis* (Euphorbiaceae), *Stapelia grandiflora* (Asclepiadaceae), *Kleinia stapeliformis* (Asteraceae) [Troll 1973: 462]

Besonders die Cactaceae und die Euphorbiaceae zeigen eine Reduktionsreihe von konvergenten Formen. Bei den vor allem in Amerika beheimateten Cactaceae gibt es mit *Peireskia* noch einen Vertreter mit "normaler" Beblätterung. Bei einigen sukkulenten Formen werden Blätter noch in stark reduzierter Form an der Sproßspitze ausgebildet. Die Blätter der Seitenknospen sind zu Dornen reduziert und bilden die sog. Dornpolster oder "Areolen". Bei den vor allem afrikanischen Euphorbiaceae findet man dieselben Habitusformen. Im Unterschied zu den Cactaceae werden hier aber keine Dornenpolster gebildet. Die Seitenknospen sind hier stark rückgebildet. Die reduzierten Blätter bilden an ihrer Basis Nebenblattedornen (und Dorsalstacheln) aus.

- *Peireskia* sp.; Cactaceae mit Laubblättern, Habitus
- *Opuntia subulata* u. *O. cylindrica* [Troll 1937/43: 684]
- *Cereus peruvianus* u. *C. jamacaru* [Troll 1937/43: 703]
- Keimpflanzen von *Cereus*-Arten [Troll 1937/43: 689]
- *Echinocactus grusonii*; Habitus
- *Dolichothele longimamma* u. *Leuchtenbergia principis* [Troll 1937/43: 698]
- *Lophophora williamsii*; "Kugelkaktus" [Pajotl]
- *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae); Habitus
- *Euphorbia triangularis*; Habitus
- *Euphorbia grandicornis*; Dornen
- *Euphorbia obesa*; Habitus

## 8.4 Wuchs- und Lebensformen (Überdauerungsformen)

Nach Raunkiaer kann man folgende Wuchs- oder Überdauerungsformen unterscheiden, die im wesentlichen dadurch charakterisiert sind, in welcher Höhe über dem Erdboden sich die Erneuerungsknospen der betreffenden Pflanzen befinden. Im Folgenden wird ein System gegeben, welches zudem den Verholzungsgrad mit einbezieht.

### 8.4.1 Holzpflanzen (Phanerophyten= Luftpflanzen)

Phanerophyten haben ihre Erneuerungsknospen mindestens 50 cm über dem Erdboden. Das gesamte oberirdische Verzweigungssystem ist verholzt und überdauert in gemäßigten Breiten den Winter. Hierzu gehören demnach alle Bäume, Sträucher, die Kletterpflanzen (Lianen) und die Epiphyten.

Verzweigungssysteme [Haller & Probst 1979: I.5]

Die Zwergsträucher oder Chamaephyten haben die Erneuerungsknospen der Definition nach in einer Höhe von 10 bis 50 cm über dem Erdboden. Ihre Knospen können also z.T. arktischen Gebieten oder im Gebirge unter dem Schnee geschützt überwintern. Die Spaliersträucher haben ihre Knospen noch dichter am

Erboden (z.B. *Vaccinium oxycoccus*, Ericaceae). Polsterpflanzen in Gebirge wie in Wüstengebieten schützen ihre Knospen in einer dichten halbkugeligen Verzweigung.

- Vaccinium myrtillus* (Heidekraut)
- Salix* sp.; Habitus

#### 8.4.2 Halbsträucher

Halbsträucher sind nicht in allen Teilen verholzt. Teile der Verzweigung sterben im Winter ab. Die Erneuerungsknospen liegen über der Erdoberfläche. Beispiele hierfür sind etwa der Lavendel (*Lavandula stoechas*) oder der Echte Salbei (*Salvia officinalis*).

- Salvia officinalis*; Habitus
- Lavandula stoechas*; Habitus

#### 8.4.3 Stauden

Stauden sind "mehrjährige Kräuter". Ihr (fast) gesamter oberirdischer Spross stirbt nach der Vegetationsperiode ab. Die Erneuerungsknospen liegen hier knapp über dem Boden oder unter der Erdoberfläche.

##### (a) Hemikryptophyten (= Erdschürfpflanzen)

Bei den Hemikryptophyten liegen die Erneuerungsknospen dicht am Boden. Hierzu zählt man die Rosettenstauden (z.B. *Plantago lanceolata*), die Horstpflanzen (z.B. viele Gräser), die Schaftpflanzen mit ihren aufrechten und gestreckten Achsen (z.B. Brennnessel, *Urtica dioica*), die Ausläuferstauden (z.B. die Erdbeere, *Fragaria vesca*), die Knollenstauden (z.B. das Alpenveilchen, *Cyclamen persicum*) und die Windenstauden (z.B. der Hopfen, *Humulus lupulus*).

- Plantago lanceolata*; Habitus
- Urtica dioica*; Habitus

##### (b) Kryptophyten

Bei den Geophyten befinden sich die Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche. Je nach dem unterirdischen Überdauerungsorgan kann man hierbei unterscheiden zwischen Rhizomgeophyten (z.B. die Einbeere, *Paris quadrifolia*), Zwiebelgeophyten (z.B. die Zwiebel, *Allium cepa*), Rübengeophyten (z.B. der Gelbe Enzian, *Gentiana lutea*) und den Knollengeophyten (z.B. der Winterling, *Eranthis hiemalis* oder das Scharbockskraut, *Ranunculus ficaria*).

- Geophyten im Schema [Haller & Probst 1979: II.2]

Zu den Kryptophyten zählen ebenfalls ein Teil der Sumpfpflanzen (= Helophyten) und der Hydrophyten, insoweit ihre Erneuerungsknospen unterhalb der Wasseroberfläche liegen.

### (c) Kräuter (= Therophyten)

Kräuter sind ein- oder zweijährig lebende Pflanzen, die aber nur einmal blühen und dann nur mit Samen Überdauern (z.B. der Mohn, *Papaver rhoeas*, oder *Poa annua*).

- Papaver rhoeas*; Blüte

## 8.5 Epiphyten

Pflanzen, die „auf anderen“ leben meist ohne diese zu schädigen bezeichnet man als Epiphyten oder Aufsitzerpflanzen. Im Folgenden seien nur einige der bekannteren Beispiele geschildert.

Viele Arten der **Bromelien** (Bromeliaceae) haben eine epiphytische Lebensweise. Ihr Wurzelsystem ist stark reduziert und dient bei einigen Arten lediglich zum Festheften der Pflanze auf der Unterlage. Die Stoff- und Wasseraufnahme erfolgt hier über die sog. Saugschuppen auf den Blättern. Andere Arten bilden mit ihren Blättern wasserspeichernde Zisternen.

- Tillandsia* sp.; auf Telegraphenleitung
- Tillandsia brachycaulos*; Habitus
- Tillandsia usneoides*; Habitus
- Tillandsia* sp.; Saugschuppe
- Bromeliaceae-Saugschuppe [Benzing et al. 1976: 13-17]
- Nidularia procer*a; Habitus

Bei epiphytischen **Orchideen** haben teilweise Luftwurzeln, die ein besonderes Wasserabsorptionsgewebe ausbilden, das *Velamen radicum*. Hierbei handelt es sich um eine multiple Rhizodermis, deren tote Zellwände durchlöchert sind.

- Orchidee [Orchidee mit Luftwurzeln]
- Velamen radicum* [Strasburger 1979: 129]

Einige epiphyllie **Farne** bilden unterschiedliche Blattformen aus (Heterophyllie). In dem Substrat anliegenden Blättern sammeln sie herabfallendes organisches Material, aus welchem Wasser und gelöste Stoffe durch die Wurzeln aufgenommen werden. Beispiele hierfür sind die Geweifarne (*Platycerium* sp.).

- Platycerium grande* [Troll 1937/43: 1471]

Eine besondere Art von Epiphyten sind die sog. Baumwürger der Gattung *Ficus*. Diese Pflanzen beginnen ihr Wachstum als Epiphyten bzw. Lianen. Später umschlingen sie mit ihren sprossbürtigen Wurzeln den Wirtsstamm, der schließlich abstirbt.

- Ficus bengalense*



## 9 Ernährungsspezialisten

### 9.1 Bakterien

#### 9.1.1 Bakterienknöllchen

Fast alle Fabaceen-Arten sind in ihren speziellen Wurzelknöllchen stickstoffbindende Bakterien. Dieser Tatsache bedient man sich bei der Verbesserung schlechter Böden mit einer sog. Gründüngung.

Die Bakterien werden zunächst durch bestimmte Stoffe der Wurzel (z.B. das Protein Trifoliin beim Klee) angelockt und dringen dann durch einen Infektionsschlauch aus Zellulose durch die Wurzelhaare in das Rindengewebe ein. Dort bewirken sie durch  $\beta$ -IES eine Zellvermehrung und -vergrößerung des Wirtsgewebes. Die Bakterien verändern ihre Gestalt zu den sog. Bakterioiden. Ein Stickstoffaustausch erfolgt in Form von  $\text{NH}_4$ , welches von der Pflanze z.B. in Asparaginsäure eingebaut wird. Später werden die Protoplasten und die meisten Bakterien (Restbakterien in Schleimfäden der Interzellularräume) aufgelöst. Der Rest der Bakterien gelangt nach dem Absterben der Wurzel ins Freie.

Die Erle ist mit dem Streptomyceten *Frankia alni* vergesellschaftet.

- Lupinus sp., Bakterienknöllchen an Wurzeln [Lupinus sp., Bakterienknöllchen]
- Leguminosenwurzeln mit Bakterienknöllchen [Schlegel 19???: 13.1]
- Frankenia alni (Streptomyces, Actinomycetes) bei Alnus [Alnus sp., Wurzel quer mit Frankenia alni]

#### 9.1.2 Bakterien in Blättern

Einige Vetreter der Coriariaceae (Actinomyceten), Dioscoreaceae und Myrsinaceae sollen in den Blättern symbiotisch lebende Bakterien enthalten. Bei den oft zitierten Rubiaceae-Gattungen *Psychotria* und *Pavetta* konnte eine Stickstofffixierung nicht nachgewiesen werden. Bei den genannten Pflanzen erfolgt eine sog. zyklische Symbiose, d.h. die Infektion erfolgt bereits auf der Mutterpflanze im Embryo.

- Dioscorea sp.; Blattspitzen mit symbiontischen Bakterien

### 9.2 Mycorrhizapflanzen

Die Symbiose mit Pilzen bezeichnet man als Mycorrhiza. Sie ist obligat bei Buche, Bergahorn, Eiche, Weißtanne, fakultativ dagegen bei Linde, Ulme, Weide und Pappel.

### 9.2.1 VA-Mycorrhiza (vesikulär-arbuskulär-Mycorrhiza)

Die sog. VA-Mycorrhiza ist die verbreitetste Form der Mycorrhiza. Die Pilze der Ordnung der Endogonales bilden hier in den Wirtszellen typische Vesikel und bäumchenartig verzweigte Arbuskeln. Die Wirtspflanze bekommt bei dieser Form der Symbiose vor allem mineralische Nährstoffe wie Phosphat und Spurenelemente geliefert und liefert dem Pilz vor allem Kohlenhydrate.

### 9.2.2 Ektotrophe Mycorrhiza

Die ektotrophe Mycorrhiza kommt besonders bei Bäumen und Sträuchern vor. Hier dringen die Pilzhyphen lediglich zwischen die Rindenzellen des Wirtes ein.

- Buchenwurzel mit Pilzen, Rhizothamniebildung [Weber 19???: 21]

Teilweise können die Pilze ihre Fruchtkörper nur in Verbindung mit Wurzeln der Wirtspflanzen bilden. Artsspezifisch sind z.B. der Birkenpilz auf der, der Goldröhrling auf der Lärche und der Butterpilz auf Nadelhölzern.

### 9.2.3 Endotrophe Mycorrhiza

Eine endotrophe Mycorrhiza haben z.B. fast alle Orchidaceae. Schon bei der Keimung der winzigen Samen wird hier der Pilz benötigt. In der erwachsenen Wurzel bilden die Pilze innerhalb der Zellen der Rinde Hyphenknäuel, die aber in tieferen Rindenschichten von der Wirtspflanze verdaut werden (Knäuelverdauung = Tolypohagie).

- *Neottia nidus-avis* (Nestwurz, Orchidaceae) [*Neottia nidus-avis*, Wurzel mit Mycorrhizapilzen]

Pflanzen, die ihren Nährstoffbedarf nur teilweise mit Hilfe der vergesellschafteten Pilze decken, aber selbst noch Photosynthese betreiben, bezeichnet man auch als halbsaprophytisch. Beispiele hierfür sind die Rhododendren (Ericaceae), der Wintergrün (*Pyrola rotundifolia*, Pirolaceae) oder viele Erdorchideen.

- *Rhododendron* sp. (Ericaceae)
- *Pyrola rotundifolia* (Rundblättriges Wintergrün, Pirolaceae); Habitus
- *Orchis morio* (Orchidaceae, auch Keimmycorrhiza); Habitus
- Beim Dingel (*Limodorum abortivum*) oder bei der Korallenwurz (*Corallorhiza trifida*) ist der Chlorophyllgehalt noch weiter reduziert.
- *Limodorum abortivum* (Dingel) [*Limodorum abortivum*, Habitus]
- *Corallorhiza trifida* (Korallenwurz, wenige bis keine Wurzeln); Rhizom

Die Nestwurz (*Neottia nidus-avis*, Orchidaceae) und der Fichtenspargel (*Monotropa* sp., Pirolaceae) sind schließlich chlorophyllfrei. Sie ernähren sich ausschließlich von den symbiontischen Pilzen und werden deshalb auch als Saprophyten bezeichnet.

- *Neottia nidus-avis* (Nestwurz, Orchidaceae); Habitus und Wurzelstock

- Monotropa (Pyrolaceae, Fichtenspargel, nach Troll ectotroph) [Troll 1973: 420]

## 9.3 Parasiten

Parasiten erhalten die Nährstoffe von ihren Wirtspflanzen durch besondere Haustorialorgane. Können sich die Parasiten noch selbst wenigstens zum Teil mittels Photosynthese ernähren, bezeichnet man sie als Halbparasiten, können sie dies nicht mehr als Vollparasiten.

### 9.3.1 Sprossparasiten

Sprossparasiten zapfen mit ihren Haustorialorganen die Achse oder das Blatt des Wirtes an. Halbparasitische Beispiele findet man vor allen bei den Misteln aus der Familie der Viscaceae/Loranthaceae, vollparasitische bei den Rafflesiaceae. Die Kleeseide (*Cuscuta sp.*) stellt einen Übergang dar.

- *Viscum album* (Viscaceae/Loranthaceae); Habitus
- *Viscum album*; Haustorialorgane, wohl auch Phloemanschluss
- *Amyema miquelii* [*Amyema miquelii*, Habitus]
- *Cuscuta sp.* (Cuscutaceae, Kleeseide) [*Cuscuta sp.*, Habitus]
- *Pilostyles* (Rafflesiaceae)

### 9.3.2 Wurzelparasiten

Halbparasitische Wurzelparasiten findet man vor allem in der Familie der Orobanchaceae (*Euphrasia*, *Melampyrum*, *Rhinanthus*; früher Scrophulariaceae, Rhinanthoideae).

- *Rhinanthus minor*; Habitus
- *Euphrasia sp.*; Habitus
- *Melampyrum cristatum*; Haustorium quer
- *Thesium alpinum* (Bergflachs, Santalaceae); Habitus

Vollparasitisch leben z.B. die Sommerwurz (*Orobanche sp.*, Orobanchaceae), die Schuppenwurz (*Lathraea squamaria*, Orobanchaceae), *Cytisus hypocistis* (Cytinaceae) und *Rafflesia sp.* (Rafflesiaceae).

- Orobanche (Sommerwurz, Orobanchaceae; nur hier --> Primärhaustorium, Keimung nur in Kontakt mit Wirtswurzel an Schmetterlingsblütlern) [Orobanche sp., Habitus]
- *Lathraea squamaria* (Schuppenwurz, Scrophulariaceae; an Bäumen, "Blutungssaftschmarotzer", nur Xylem wird angezapft) [*Lathraea squamaria*, Habitus]
- *Cytisus hypocistis*; Pflanze auf Wurzel von Cistus
- *Rafflesia arnoldii* (Rafflesiaceae); Habitus

## 9.4 Karnivoren

### - Droseraceae

- *Drosera rotundifolia*; Habitus
- *Drosera binata*; mit Insekt

- Dionaea muscipula*; Habitus

#### - **Lentibulariaceae**

- Pinguicula* sp.;
- Utricularia vulgaris* (Gemeiner Wasserschlauch); Schluckfalle
- Genlisea*

#### - **Nepenthaceae**

- Nepenthes* sp.; Kannenfalle

#### - **Cephalotaceae**

- Cephalotus*

#### - **Sarraceniaceae**

- Sarracenia* sp.; Habitus
- Darlingtonia*
- Heliamphora*

## 10 Morphologie der Blütenstände

Als Blütenstand oder Infloreszenz bezeichnet man die der Blütenbildung dienenden Verzweigungssysteme einer Pflanze.

### - Beblätterung

Die Beblätterung der Infloreszenzen ist typischerweise bracteos (= hochblattartig). Ist sie laubblattartig, so bezeichnet man die Infloreszenz als frondos.

### - Vorhandensein einer Endblüte

Die Hauptachse der Infloreszenz kann mit einer (Terminal-) Blüte abschließen (geschlossene Infloreszenz) oder aber "blind" enden (= offene Infloreszenz). Das Vorhandensein oder Fehlen der Endblüte kann für größere Verwandtschaftskreise typisch sein. So besitzen etwa die Caryophyllaceae, Boraginaceae und Solanaceae geschlossene und die Brassicaceae und Scrophulariaceae offene Blütenstände.

### - Art der Verzweigung

Die Infloreszenzen sind insgesamt als monopodiale Systeme angesehen. Die Verzweigung der seitlichen Teilblütenstände ist unterschiedlich. Sie kann ihrerseits monopodial (= razemös) oder sympodial (= cymös) sein.

## 10.1 Einfache Infloreszenzen

Einfache Infloreszenzen haben nur Seitenzweige ersten Grades.

### 10.1.1 Traube (Botrys)

Der einfachste Typ einer einfachen Infloreszenz ist die Traube. Sie besitzt typischerweise keine Endblüte, ist also eine offene Infloreszenz. Jede Seitenblüte ist hier deutlich gestielt.

- Fuchsia sp.; Infloreszenz: frondose Traube
- Chamaenerium angustifolium; Infloreszenz: brakteose Traube
- Ribes rubrum; Infloreszenz: brakteose Traube
- Erophila verna, Reduktion der Tragblätter im Blütenstand
- Muscari comosum; Blütenstand

Ist eine Endblüte vorhanden, so spricht man dann von einer geschlossenen Traube (Botryoid).

- Berberis vulgaris; fruchtend

Bei der Doldentraube ist die Infloreszenzachse gestaucht, so dass die Seitenblüten doldenartig angeordnet sind.

- Iberis umbellatus; Blütenstand: Doldentraube
- Ornithogalum umbellatum; Infloreszenz

### 10.1.2 Ähre (Spica)

Eine Ähre liegt dann vor, wenn die seitlichen Blüten ungestielt sind.

- Plantago media; Blütenstand: Ähre

Ist hier eine Endblüte vorhanden, so nennt man den Blütenstand eine geschlossene Ähre (Stachyoid).

### 10.1.3 Kolben (Spadix)

Ein Kolben besitzt die Grundmerkmale einer Ähre, nur ist die Hauptachse hier stark verdickt.

- Anthurium sp.; Blütenstand: Spadix

### 10.1.4 Dolde (Umbella od. Sciadium)

Bei der Dolde ist die Infloreszenzhauptachse gestaucht, so dass die Seitenäste fast von einem Punkt auszugehen scheinen.

- Malus domestica; Blütenstand
- Primula veris; blühend

Ist eine Endblüte vorhanden, so spricht man von einem Sciadioid.

- Chelidonium majus; blühend

### 10.1.5 Köpfchen (Capitulum od. Cephalium)

Ist die Blütenstandsachse wie beim Kolben verdickt und bleibt zudem gestaucht, so resultiert ein Köpfchen. An der Basis ist der Blütenstand oft von gedrängt stehenden Hochblättern, dem Hüllkelch (= Involukrum) umgeben.

- Helianthus annuus; Köpfchen ohne Endblüte

## 10.2 Komplexe Infloreszenzen

Bei den komplexen Infloreszenzen geht die Verzweigung über den ersten Grad hinaus. Die genannten Verzweigungen wiederholen sich an den Seitenzweigen.

### 10.2.1 Partialinfloreszenzen razemös

#### (a) Doppeltraube

- Melilotus altissima; blühend
- Trifolium medium; köpfchenartige Doppeltraube

#### (b) Doppelähre

- Lolium multiflorum; Blütenstand

### (c) Doppeldolde

- Libanotis pyrenaica*; Blütenstand

### (d) Doppelköpfchen

- Echinops sphaerocephala*; kugeliger Blütenstand aus einblütigen Köpfchen

### (e) Rispe (Panicula)

Bei der Rispe verzweigen sich die Seitenäste ihrerseits wiederum razemös, wobei im typischen Fall der Verzweigungsgrad von unten nach oben abnimmt. Eine Endblüte ist typischerweise vorhanden.

- Sambucus racemosa*; Blütenstand

Ordnen sich die Blüten wie bei einer Dolde in eine flach gewölbte Ebene ein, so spricht man von einer Schirmrispe (Corymbus).

- Sambucus nigra*; Blütenstand
- Schirmrispe und Spirre [Weberling 1981: 111]

Bei der Spirre (Anagramm von Rispe, Anthela) sind die Förderungsverhältnisse umgekehrt; hier übergipfeln die weiter unten inserierenden Seitenzweige die weiter oben liegenden.

- Filipendula ulmaria*; blühend

## 10.2.2 Partialinfloreszenzen cymös: Thyrsus

Eine größere Vielfalt zeigen die Infloreszenzen mit cymösen Partialinfloreszenzen (= Cymen). Sie werden allesamt als Thyrsus bezeichnet.

### - Dichasium

Die einzelnen Formen der Thyrsen unterscheiden sich in der Verzweigung der seitlichen Cymen. Bei den Dikotyledonen kann die Verzweigung aus den meist transversal angeordneten, in Zweizahl vorhandenen Vorblättern erfolgen. Sind beide Vorblätter fertil, so bezeichnet man die betreffende Cyme als Dichasium.

- Melandrium rubrum*; Blütenstand männlich

### - Monochasium

Ist nur jeweils ein Vorblatt fertil, so resultiert ein Monochasium.

### \* Wickel (Cincinnus)

Bei einer Wickel ist abwechselnd das rechte und das linke Vorblatt fertil, es resultiert eine "zickzack"-förmige Anordnung der Blüten.

- Myosotis* sp.; Blütenstand
- Silene* sp., Wickeltendenz im Blütenstand

### \* Schraubel (Bostryx)

Bei der Schraubel ist immer das Vorblatt derselben Seite fertil, so dass die konsekutiven Sympodialglieder "schrauben"-förmig angeordnet sind.

- Hypericum perforatum*; Blütenstand

Bei der Doppelwickel und der Doppelschraubel setzt die monochasiale Verzweigung erst nach einer ersten Verzweigung aus beiden vorhandenen Vorblättern ein (Beispiele: Scrophulariaceae, Boraginaceae).

#### \* **Fächer (Rhipidium)**

Bei den Monokotyledonen ist typischerweise nur ein (adossiertes) Vorblatt vorhanden. Die Cymen sind hier also stets monochasial verzweigt. Erfolgt die Sympodienbildung jeweils aus der Achsel dieses Vorblattes, so resultiert eine Fächer (Beispiel: Iris)

#### \* **Sichel (Drepanium)**

Bei einer Sichel verzweigen sich die Seitenachsen jeweils erst aus der Achsel des auf das Vorblatt folgenden Hochblattes.

- Juncus tenuis*; Blütenstand

#### - **Sonderformen**

##### \* **Cymoid**

Eine Sonderform der Thyrsen sind die Cymoide. Sie werden so genannt, weil hier der gesamte Blütenstand den Aufbau einer Cyme zeigt indem hier nur jeweils ein oder zwei Partialinfloreszenzen unterhalb der Terminalblüte ausgebildet werden.

- Cymoid [Weberling 1981: 117]

##### \* **Doppelthyrsen**

Der thyrsische Bau des Haupttriebes wird von einigen, basalen Seitentrieben wiederholt.

- Salvia pratensis*; Blütenstand

##### \* **Scheindolden (Doldenthyrse)**

Bei Scheindolden sind die Blüten trotz zugrundeliegendem Thyrsus „doldig“ angeordnet.

- Solanum tuberosum*; Blütenstand
- Sparmannia africana*; Blütenstand
- Holosteum humbellatum*; Blütenstand

### 10.3 Pseudanthien

Bei den Pseudanthien, Scheinblüten oder "Blumen" handelt es sich um Infloreszenzen, die so stark modifiziert sind, dass sie ihrerseits aussehen wie eine Einzelblüte. Ihnen liegt in den jeweiligen Pflanzenfamilien ein unterschiedlicher Grundbauplan zugrunde.

Die Köpfchen der Compositen sind entstanden aus Ähren ohne Endblüte.

- Taraxacum officinale*; Köpfchen

Bei den Pseudanthien der Sterndolde (*Astrantia sp.*, Apiaceae) sind es Dolden.

- Astrantia sp.*; Blütenstand

Die Kolbenförmigen Blütenstände der Dipsacaceae (Kardengewächse) sind entstanden aus Thyrsen ohne Endblüte.

- Dipsacus laciniatus*; Blütenstand

Die "Cyathien" genannten Pseudanthien z.B. der Gattung *Euphorbia* sind dagegen aus Thyrsen mit einer (weiblichen) Endblüte.

- Euphorbia pulcherrima*; blühend
- Euphorbia amygdaloides*; blühend
- Schema eines Cyathiums der *Euphorbia*-Arten [Hoppe, J. 1982: 1]



# 11 Morphologie der Blüte

Die Blüte definiert man am einfachsten als ein Spross begrenzten Wachstums, dessen Blätter zu Fortpflanzungsorganen umgewandelt sind. Durch diese sehr allgemeine Definition umgeht man im Übrigen das generelle Problem der Abgrenzung gegen den "vegetativen" Bereich des Sprosses.

Die Blüte besteht aus den Kelchblättern (= Sepalen), den Kronblättern (= Petalen), den Staubblättern (oder Staubgefäßen"; = Stamina) und den Fruchtblättern (= Karpelle).

Die Staub- und Fruchtblätter sind den Sporophyllen der Gymnospermen und Pteridophyten homolog. Folgt man der oben gegebenen Definition, kann man auch die Sporophyllstände einiger Bärlapp-Arten (z.B. *Lycopodium clavatum*), der Schachtelhalme (*Equisetum*) und der meisten Cycadatae als Blüten bezeichnen.

## 11.1 Blütenbau

### 11.1.1 Organstellung

Die ursprüngliche Stellung der Blütenteile ist schraubig, entsprechend der ursprünglichen schraubigen Blattstellung im vegetativen Teil der Pflanzen. Durch die Prozesse der Oligomerisierung (Abnahme der Organzahl) und Zyklisierung (Bildung von Organkreisen) entstanden abgeleitete Blüten. Bezüglich der Organstellung kann man so drei Blütentypen unterscheiden:

- azyklische oder schraubige Blüten, bei denen alle Blütenteile schraubig angeordnet sind (z.B. bei einigen *Magnolia*-Arten);
- hemizyklische Blüten, bei denen einige Teile der Blüte z.B. die Blütenhülle) wirtelig und andere (z.B. das Gynoeceum) schraubig angeordnet sind (z.B. *Geum urbanum* oder *Myosurus minimus*);
- zyklische (wirtelig) Blüten, bei denen alle Blütenteile auf Kreisen angeordnet sind (*Pyrus communis*).

Im Einzelfall ist es allerdings schwierig, zwischen schraubiger und echter wirteliger Organstellung zu unterscheiden. Eine schraubige Organstellung ist oftmals noch durch eine Untersuchung der frühen Ontogenie nachzuweisen.

- Magnolia* sp., Blüte
- Myosurus minimus*; Blüte
- Geum urbanum*; Blüte
- Pyrus communis* (Birne); Blüte

### 11.1.2 Organzahl

Ein Wirtel (Organkreis) kann aus zwei bis vielen einzelnen Organen bestehen, wobei der trimere Wirtel (mit 3 Organen) besonders für die Monokotyledonen, der pentamere Wirtel (mit 5 Organen) besonders für Dicotylen typisch ist. Dimere (mit 2 Organen) und tetramere Wirtel (mit 4 Organen) sind vergleichsweise selten anzutreffen.

Ist die Organzahl in allen Organkreisen gleich, so bezeichnet man die Blüte insgesamt als isomer, ist sie ungleich als anisomer.

### 11.1.3 Symmetrie

Unter Symmetrie versteht man die regelmäßige Wiederholung von gleichen oder ähnlichen Gliedern. Von den verschiedenen Symmetriearten sind bei den Blüten die Drehsymmetrie, die Spiegelsymmetrie und die Translationssymmetrie von Bedeutung.

- Radiärsymmetrische (= aktinomorpe, = strahlige, = polysymmetrische) Blüten (z.B. von *Geranium pratense*) weisen mehrere Symmetrieebenen auf und sind sowohl durch Drehung als auch durch Spiegelung zur Deckung zu bringen.
  - Monosymmetrische (= zygomorphe, = dorsiventral) (z.B. von *Viola tricolor*) Blüten weisen nur eine Symmetrieebene auf, welche meist in der Mediane (Linie durch Abstammungsachse und Tragblatt) verläuft und die Blüte in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften teilt. In einigen Fällen, wie etwa bei *Fumaria*, besteht eine sog. transversale Zygomorphie, die Symmetrieebene ist also hier die Transversalebene der Blüte. Ebenso kommen schräge Zygomorphien vor wie bei *Aesculus hippocastanum*.
  - Disymmetrische (= bilaterale) Blüten (z.B. von *Dicentra spectabilis*) weisen genau zwei Symmetrieebenen auf, welche senkrecht aufeinander stehen. Auch hier ist sowohl eine Drehung als auch eine Spiegelung möglich um die einzelnen Glieder zur Deckung zu bringen.
  - Asymmetrisch sind die Blüten dann, wenn ihre Glieder weder durch Drehung noch durch Spiegelung oder Translation zur Deckung gebracht werden können. Ein Beispiel hierfür sind die Blüten der Cannaceae.
- Geranium pratense*, *Viola tricolor*, *Fumaria schleicheri*, *Aesculus hippocastanum* u. *Dicentra spectabilis*; Symmetrien bei Blüten [Weberling, F. 1981: 5]
  - Aesculus hippocastanum*; Blüten
  - Dicentra spectabilis*; Blüten
  - Canna edulis* (Cannaceae); asymmetrische Blüten

Die einzelnen Merkmale und ihre Ausprägung können im Blütendiagramm oder in der Blütenformel zum Ausdruck gebracht werden.

## 11.2 Blütenhülle (Perianth)

Das Perianth einer Angiospermenblüte hat zwei wichtige Funktionen zu erfüllen. Die ursprüngliche Hüllfunktion zum Schutz vor Tieren wurde im Laufe der Entwicklung durch Ausbildung eines gefärbten Schauapparates zur Anlockung von bestäubenden Insekten erweitert.

### 11.2.1 Das einfache Perianth (= Perigon)

Das einfache Perianth besteht aus mehreren gleichartigen Gliedern, den Tepalen, und wird als Perigon bezeichnet. Eine Unterscheidung in Krone und Kelch ist nicht vorhanden. Blüten mit einem solchen Perigon bezeichnet man als homiochlamydeisch.

Die einzelnen Tepalen können sehr groß und auffällig gefärbt sein (= corollinisch, petaloid; z.B. bei der Tulpe oder *Anemone nemorosa*), sie können aber auch klein und unscheinbar (= prophylloid; z.B. bei *Scheuchzeria palustris*) sein.

- Helleborus foetidus; Blattfolge [Weberling 1981: 21]
- Tulipa sp.; Blüten
- Anemone nemorosa; Blüte
- Scheuchzeria palustris; Blüten

Beim choritepalen Perigon sind die Tepalen frei, beim syntepalen Perigon sind die einzelnen, gleichartigen Tepalen untereinander verbunden. Hier kann man zwischen einer Perigonröhre und einem Perigonsaum unterscheiden.

- Muscari comosum; Blütenstand

Beim sog. heterotepalen Perigon sind die Tepalen unterschiedlich ausgebildet. So können bei den zwei 3-zähligen Wirteln, die eine Monokotylenblüte normalerweise besitzt, die Glieder der beiden Wirtel verschiedenartig gebaut sein (z.B. bei *Paris quadrifolia* oder *Iris pseudacorus*).

- Paris quadrifolia; Blüte
- Iris pseudacorus; blühend

Oft geht dieser Unterschied so weit, dass der äußere Tepalenkreis bereits als Krone bezeichnet wird wie etwa bei vielen Commelinaceae oder Bromeliaceae.

- Tradescantia sp.; blühend

### 11.2.2 Das doppelte Perianth

Das doppelte Perianth ist in Calyx (Kelch) und Korolla (Krone) differenziert. Der Kelch übernimmt die Schutzfunktion, vor allem in der Knospe, während die Krone

mit ihren stark gefärbten Gliedern zur Anlockung von Bestäubern dient. Die Blätter der Krone werden als Petalen, die Blätter des Kelches als Sepalen bezeichnet. Blüten mit einem doppelten Perianth werden heterochlamydeisch genannt.

### **(a) Calyx (Kelch)**

Die Sepalen (= Kelchblätter) dienen ursprünglich dem Schutz der Blütenknospe, können aber im abgeleiteten Falle die Lockfunktion der Petalen verstärken.

Bei chorisepalen (= freikelchblättrigen) Blüten sind die Kelchblätter untereinander frei, bei gamosepalen (= synsepalen) Blüten dagegen verwachsen.

Bei einigen Pflanzen wie z.B. *Eschscholzia californica* (Papaveraceae) und bei *Eucalyptus*-Arten werden "kapuzenförmige" Kelche, sog. Kalyptrakelche gebildet, die bei der Blütenöffnung als Ganzes abgeworfen werden. Bei *Eucalyptus* befindet sich unter dem Kalyptrakelch zusätzlich noch ein hinfalliger Deckel der ebenfalls miteinander vereinigten Kronblätter (Petalenkalyptra).

- Sinapis arvensis* (Brassicaceae); Blütenstand
- Silene vulgaris* (Gemeines Leimkraut, Caryophyllaceae); blühend
- Eschscholzia californica* (Papaveraceae); Blüte
- Eschscholzia californica* (Papaveraceae); Blüte

In einigen Fällen bleiben die Kelche wie beim Leimkraut (*Silene vulgaris*) bis zur Fruchtzeit erhalten (persistierende Kelche). Bei Asteraceae und Valerianaceae bilden die reduzierten bzw. umgestalteten Kelchblätter das als Pappus bezeichnete Flugorgan an der unterständigen Frucht.

- Silene vulgaris*; Kelch
- Taraxacum officinale*; Frucht mit Pappus

### **- Außenkelch**

Unterhalb des Kelches befinden sich oftmals noch weitere Wirtel von Blattorganen, die morphologisch meist aus dem Hochblattbereich abzuleiten sind.

Bei der Erdbeere (*Fragaria vesca*) entsprechen die Glieder des Außenkelches morphologisch den (Interfoliar-) Stipeln der Kelchblätter. Bei der Zaunwinde (*Calystegia sepium*) sind es zwei Hoch- oder Vorblätter und beim Leberblümchen sind die Blüten von jeweils drei Hochblättern umgeben. Man spricht in letztgenannten Fall auch von einem Hüllkelch oder Involukrum.

- Fragaria vesca*; Blüte mit Aussenkelch
- Calystegia sepium* (Echte Zaunwinde, Convolvulaceae)
- Hepatica nobilis*; Blüten mit Hüllkelch

### **(b) Korolla (Krone)**

Die die Lockfunktion übernehmenden Petalen unterscheiden sich durch zarten Bau, größere Fläche und lebhaftere Färbung deutlich von den Sepalen.

Bei choripetalen (= freikronenblättrigen) Blüten sind die Kronblätter untereinander frei, bei sympetalen Blüten dagegen verwachsen.

Bei einigen Familien zeigen die Petalen eine Gliederung und Nagel (unguis) und Platte (lamina). Teilweise besitzen sie eine Ligula am Übergang von Nagel zur Platte, die gemeinsam eine Nebenkrone (= Parakorolla) bilden können (z.B. *Melandrium rubrum*).

- Viola tricolor* (Violaceae); blühend
- Bauhinia tomentosa* (Caesalpinaceae); Blüte
- Melandrium rubrum*; Blüte
- Melandrium rubrum*; Blüte längs

Im Gegensatz zur Gamosepalie ist die Sympetalie für weite Verwandtschaftskreise typisch, so zum einen für die Primulales, Ebenales, Cornales, Ericales (= "Sympetalae pentacycliae") und zum anderen für die Unterklasse der Lamiidae und Asteridae (= "Sympetalae tetracycliae").

- Vaccinium uliginosum* (Ericaceae); Blüte
- Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae); Blüte
- Salvia pratensis*; Blüte

### (c) achlamydeisch

Als achlamydeisch bezeichnet man solche Blüten, bei denen ein phylogenetischer Verlust von Kelch und Krone aufgetreten ist. Ein Beispiel hierfür ist die Esche (*Fraxinus* sp., Oleaceae).

- Fraxinus* sp. (Oleaceae) [Weberling/Schwantes: 37]

## 11.3 Das Androeceum

### 11.3.1 Bau des Staubblattes

Als Androeceum wird in der Blüte die Gesamtheit der Staubblätter (Stamina) bezeichnet. Die Staubblätter befinden sich innerhalb des Petalen- bzw. Tepalenkreises. Ein Staubblatt gliedert sich in ein Filament und eine am Ende sitzende Anthere. Diese wiederum unterteilt sich in zwei Theken, welche durch ein Konnektiv miteinander verbunden sind. Jede Theke besteht aus je zwei Pollensäcken auf, in denen der Pollen gebildet wird.

- Salvia pratensis*; Blüte aufgeschnitten mit Thekenreduktion
- Lilium* sp., transversal orientierte versatile Antheren

#### - Fusion der Filamente

"Vereinigungen" von Staubblättern bezeichnet man als „Adelphien" und spricht je nach der vorhandenen Anzahl von mon-, di-, tri- oder polyadelphischen Blüten.

Die Vereinigung ist bei den Fabaceae seitlich. Bei *Narcissus* bilden die verwachsenen Staubblattbasen eine Nebenkrone aus.

- Vicia sepium*; Blüte aufgeschnitten
- Narcissus* sp.; Blüten

Außer einer seitlichen Vereinigung von Staubblättern kommen auch Staubblattbüschel vor, bei Hypericaceae oder Myrtaceae.

- Eucalyptus* sp.; polyadelphische Blüten
- Hypericum* sp.; triadelphische Blüten

### 11.3.2 Anzahl und Stellung der Staubblätter

Ursprünglichen Blüten besaßen und besitzen (z.B. die der Magnoliaceae oder Ranunculaceae) zahlreiche Staubblätter in schraubiger Stellung. Man bezeichnet sie als primär polyandrisch.

- Anemone nemorosa*; Blüte

Aus den primär polyandrischen Blüten haben sich mehrfach in der Evolution durch Oligomerisation (Abnahme der Anzahl) und Zyklisierung (Wirtelbildung) die sog. diplostemonen Blüten mit 2 Staubblattkreisen entwickelt. In diesen Blüten alternieren die Staubblätter des äußeren Kreises - entsprechend der Organalternanz bei Wirtelstellung - mit den Kronblättern. Sie stehen also "vor" den Kelchblättern (episepal).

- Malus sylvestris*; Blüten

Bei den obdiplostemonen Blüten ist diese Alternanz durchbrochen. Hier stehen die äußeren Stamina "vor" den Kronblättern, also epipetal. Typischerweise obdiplostemon sind die Blüten z.B. der Caryophyllaceae, Crassulaceae oder der Saxifragaceae.

Haplostemone Blüten besitzen nur einen Staubblattkreis.

- Lamium album*; Blüte

Im Laufe der Evolution hat sich die Anzahl der Staubblätter teilweise auch sekundär wieder vermehren können. Bei solchen sekundär polyandrischen Blüten (Blüten mit einem sog. "komplexen" Androeceum) bilden sich in der Ontogenie zunächst Primärhöcker, die sich dann in weitere Einzelstamina gliedern (Dédoublement). Je nachdem in welche Richtung die Ausgliederung verläuft, unterscheidet man zwischen zentripetalem (z.B. bei Myrtaceae) oder zentrifugalem (z.B. bei Hypericaceae) Dédoublement.

- Syzygium jambos* (Myrtaceae); Blüten
- Hypericum perforatum*; Blüte
- Hypericum perforatum*; Blüte aufgeschnitten

Bei den sekundär polyandrischen Blüten gibt es ebenfalls "Adelphien". So sind z.B. für die "Columniferen" (Malvaceae, Bombacaceae, Sterculiaceae) Filamentröhren typisch. Einige Euphorbiaceae wie der *Ricinus* bilden bäumchenartig verzweigte Staminabüschel.

- Malva sp.; Blüte aufgeschnitten
- Rhizinus communis* (Euphorbiaceae); männliche Blüten

## 11.4 Das Gynoeceum

### 11.4.1 Bau und Entwicklung der peltaten Fruchtblätter

Das Gynoeceum stellt die Gesamtheit der Karpelle (Fruchtblätter) einer Blüte dar. Bei manchen Pflanzen (z.B. Fabaceae) kann auch nur ein Karpell ausgebildet sein.

Morphologisch stellen die Karpelle sog. ascidiata (= schlauchförmige) Blattorgane dar. Diese bilden in der Ontogenie durch Übergreifen des Blattrandmeristems an der Basis der Spreitenzone eine sog. Querzone aus, so dass ein ringförmig geschlossenes Randmeristem entsteht. Durch geeignetes Zusammenwirken von Rand- und Flächenwachstum entwickelt sich dann die Schlauchform.

(Tafelzeichnung) Entstehung eines peltaten und ascidiaten Blattes durch Querzonenbildung

- Prunus serrulata*; Blüten
- Prunus serrulata*; Karpelle
- Nepenthes formosa*; Kannenblatt
- Aquilegia vulgaris*; Blüte
- Aquilegia vulgaris*; Karpellausgliederung [Heel, van 1981: 37-41]
- Althelia filiformis* u. *Zannichellia palustris*; Karpelle [Weberling 1981: 77 I u. II]

Die Karpelle sind aber allermeist keine nach oben offenen, schlauchförmigen Blattorgane. Auf einen basalen schlauchförmigen (= ascidiaten) Abschnitt folgt aufwärts ein Bereich, in dem sich die Karpellränder nur zusammengefaltet (= plicater Bereich).

### 11.4.2 Das apokarpe (chorikarpe) Gynoeceum

Beim apokarpen Gynoeceum sind die einzelnen Fruchtblätter nicht miteinander "verwachsen".

- (Tafelzeichnung) Bau eines Karpelles mit ascidiatem und plicatem Teil
- Helleborus foetidus*; fruchtend
- Helleborus foetidus*; Fruchtblätter [Weberling 1981: 75 I-IV]

### 11.4.3 Das coenokarpe Gynoeceum

Im coenokarpem Gynoeceum sind die Fruchtblätter miteinander mehr oder weniger "verwachsen" und bilden ein gemeinsames Organ, den Stempel (= Pistill).

Sein basaler, die Samenanlagen enthaltender Teil wird als Ovar oder Fruchtknoten bezeichnet. Dem Ovar kann ein Griffel (Stylus) aufsitzen.

(Tafelzeichnung) Gliederung des coenokarpen Gynoeceums; pistill = ovarium (Fruchtknoten) + stylus (Griffel) + stigma (Narbe); synkarper, parakarper und apokarper Bereich

- Capparis sp.; Blüte
- Capparis spinosa; Gynoeceumsentwicklung [Weberling 1981: 68]
- Capsicum annum; Frucht

Sind die Karpelle komplett miteinander vereinigt, so spricht man von einem coeno-synkarpen Gynoeceum. Es besitzt eine der Anzahl der beteiligten Karpelle entsprechende Anzahl von Fruchtfächern oder Lokulamenten. Es ist auch möglich, dass die Karpelle zwar untereinander verbunden sind, die Ränder der einzelnen Fruchtblätter aber auf der Ventralseite nicht zusammenschließen. Hierdurch entsteht eine einheitliche, zentrale Ovarhöhle. Es handelt sich dann um ein coeno-parakarpes Gynoeceum.

#### 11.4.4 Plazentation

Bei den meisten Pflanzen stehen die Samenanlagen im Fruchtknoten entlang der Karpellränder (marginal oder submarginal). Diesen Bereich der Samenanlageninsertion bezeichnet man als Plazenta.

Bei einigen ursprünglichen apokarpen Gynoeceen, wie etwa bei *Butomus umbellatus* (Butomaceae), stehen die Samenanlagen jedoch zerstreut auf der der Blattoberseite entsprechenden inneren Karpellfläche. Man bezeichnet eine solche Plazentation als laminal.

- Potamogeton alpinus, Zanichellia palustris, Amorpha fruticosa, Astragalus galegiformis; Karpelle im apokarpen Gynoeceum [Weberling, F., 1981: 77]
- Butomus umbellatus; Blüte
- Butomus umbellatus; laminal Plazentation [Weberling, F. 1981: 93]
- Clematis cirrhosa; U-förmige Placenta [Weberling, F. 1981: 78]

Die Placentation im coenokarpen Gynoeceum ist zentralwinkelständig wenn die Placenten im zentralen Teil des Fruchtknotens in den Winkeln zwischen den Scheidewänden liegen. Dies ist also der Fall beim coeno-synkarpen Gynoeceum.

- Nigella damascaena; Frucht
- Nigella damascaena; Frucht quergeschnitten

Liegen die Samenanlagen in einem coeno-parakarpen Fruchtknoten - bezüglich des einzelnen Karpells marginal - an der Wand des Fruchtknotens, so spricht man von parietaler Placentation.

- Passiflora edulis; Frucht halbiert
- Passiflora edulis; Plazentation

Bei der zentralen Placentation liegt die Placenta in der Mitte des Fruchtknotens. Die Zentralplazenta entsteht entweder durch nachträglichen Schwund von Septen ("postgenital", z.B. bei den sog. "Centrospermae" = Caryophyllales; z.B. *Agrostemma githago*) oder dadurch, dass von vornherein überhaupt keine Septen ausgebildet werden ("kongenital"; z.B. bei Primulaceae (z.B. *Anagallis arvensis*)).

- Anagallis arvensis*; Blüte
- Anagallis arvensis*; Frucht
- Agrostemma githago*; Fruchtknoten halbiert

#### 11.4.5 Stellung des Gynoeceums

Von besonderer Bedeutung für das Aussehen der Blüten ist auch die Stellung des Gynoeceum. Ursprünglich waren die Fruchtblätter in der Blüte ganz oben oder bei flachem Receptaculum (= Blütenboden) innen angeordnet. Im Laufe der Entwicklung kann das Gynoeceum aber auch mehr oder weniger tief in die Blütenachse (Receptaculum) eingesenkt worden sein.

(Tafelzeichnung) Stellung des Gynoeceums

Das oberständige Gynoeceum sitzt dem Receptaculum oben auf. Die restlichen Blütenorgane liegen tiefer. Man spricht auch von einer hypogynen Blüte.

- Anemone nemorosa*; Blüte

Das mittelständige Gynoeceum ist vom becherförmigen Blütenboden umgeben, auf welchem die übrigen Organkreise inserieren. Die Blüte bezeichnet man als perigyn.

- Prunus* sp.; Blüte
- Rosa* sp.; Frucht

Das halbunterständige Gynoeceum ist teilweise in das Receptaculum eingesenkt. Es handelt sich dann ebenfalls um eine perigyne Blüte.

- Saxifraga granulata*; Blüte

Das unterständige Gynoeceum ist vollkommen in das Receptaculum eingesenkt. Man bezeichnet die Blüte dieser Pflanzen als epigyne Blüte.

- Taraxacum* sp.; fruchtendes Köpfchen

Bilden Kelch und Krone eine gemeinsame Röhre, so bezeichnet man diese als Hypanthium.

- Fuchsia magellanica*; Blüte mit unterständigem Gynoeceum



## 12 Die Frucht

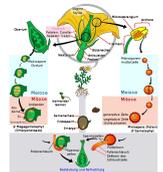
Die Frucht ist eine Blüte im Zustand der Samenreife (Knoll 1939: 136). Diese Definition ist deshalb sinnvoll, da an der Fruchtbildung nicht nur der Fruchtknoten selbst, sondern oftmals auch noch andere Teile der Blüte mit beteiligt sind.

Die im Folgenden angegebenen Fruchtformen stellen nur einen Teil der möglichen Formen dar. Eine etwas eingehendere Darstellung, wobei besonders auf die jeweiligen Diasporen Wert gelegt ist, kann dem am Ende des Kapitels beigefügten Schema entnommen werden.

### 12.1 Entstehung von Same und Frucht

#### 12.1.1 Der männliche Gametophyt

Das Archespor jedes Pollensackes (= Mikrosporangium) besteht aus einer großen Anzahl von Pollenmutterzellen (= Mikrosporenmutterzellen), die unter Reduktionsteilung jeweils eine Pollentetrade (= Mikrosporentetrade) bilden. Aus jeder Pollenzelle entwickelt sich noch vor der Öffnung der Anthere das stark reduzierte Mikroprothallium, das bei den Angiospermen zunächst auf zwei Zellen reduziert ist, nämlich der größeren, siphonogenen Zelle (= Pollenschlauchzelle; = vegetative Zelle) und der kleineren, antheridialen Zellen (= generative Zelle). Meist erst beim späteren Auswachsen des Pollenschlauches nach der Bestäubung wandert die generative Zelle in den Pollenschlauch und teilt sich in die beiden Spermkerne. Die Anzahl der Zellen bei der Bestäubung - zwei oder drei - ist ein systematisch verwendbares Merkmal.



(Tafelzeichnung) Pollenmutterzelle, Reduktionsteilung, Pollen, Entwicklung des Gametophyten mit vegetativer Pollenschlauchzelle und generativer Zelle, Spermazellen

#### 12.1.2 Samenanlage und weiblicher Gametophyt

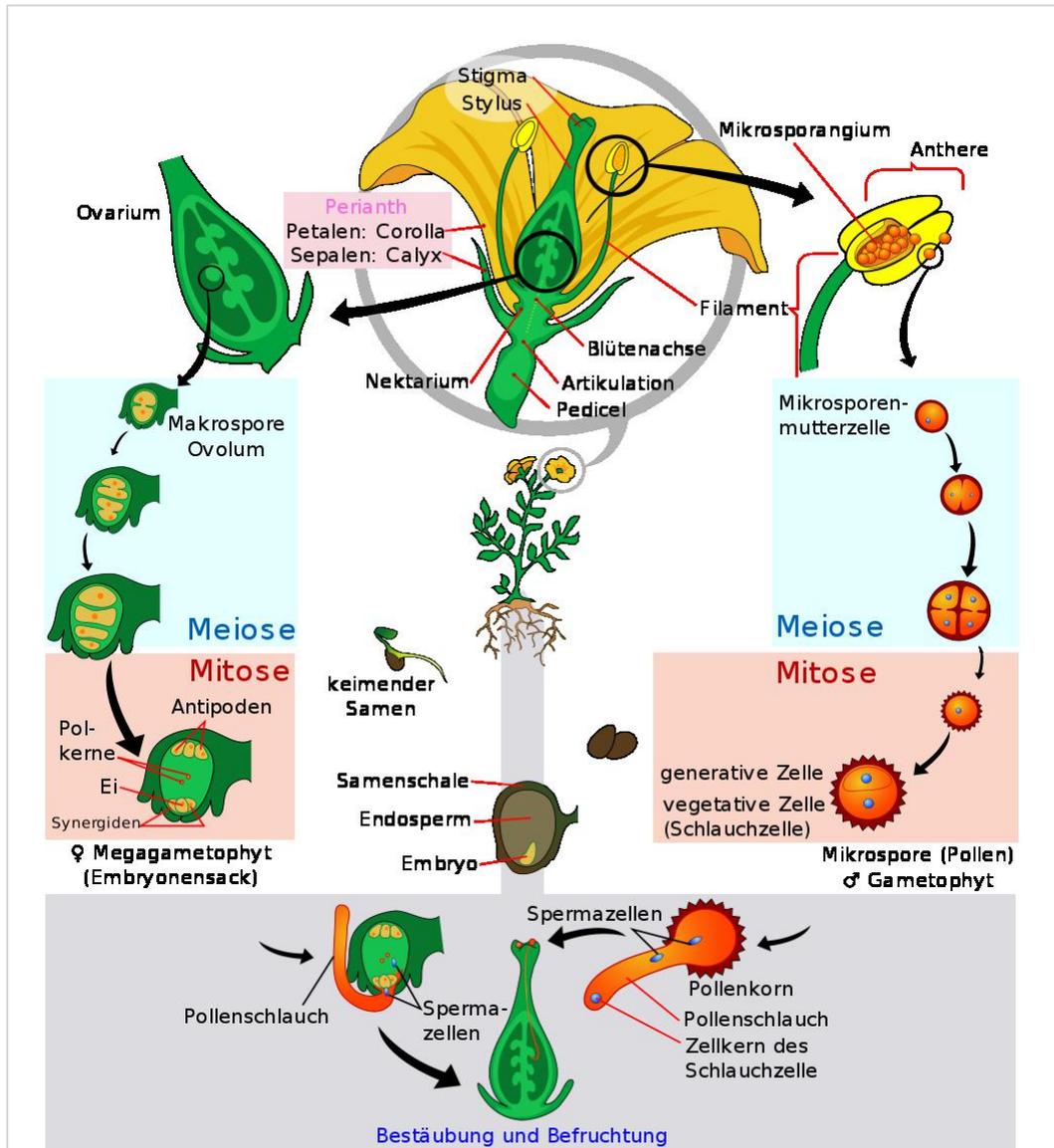
Eine Samenanlage besteht aus dem zentralen Nucellus („Kern“) und den diesen umschließenden Integumenten. Die Integumente lassen eine Öffnung frei, die sog. Mikropyle. Der Stiel der Samenanlage wird als Funikulus bezeichnet.

Im Nucellus (= Megasporangium) wird durch Reduktionsteilung einer Embryosackmutterzelle eine Tetrade von haploiden Embryosackzellen (= Megasporen) gebildet, von denen aber in der Regel 3 zugrundegehen. Die einzige verbleibende, primäre Embryosackzelle entwickelt sich zum Embryosack (= Megaprothallium). Sie wächst stark heran und teilt sich in 3 freien Kernteilungen in insgesamt 8 Kerne. Je drei umgeben sich an den schmalen Enden des Embryosackes mit einer Membran. Der der Mikropyle zugewandte Eiapparat besteht aus der Eizelle und den beiden Synergiden, am gegenüberliegenden Pol liegen die drei Anti-

poden. Die beiden zentral gelegenen sog. Polkerne verschmelzen zum diploiden sekundären Embryosackkern. Von dieser Entwicklung, dem sog. *Polygonum*-Typ der Embryosackentwicklung, gibt es allerdings zahlreiche Abweichungen.

Die Angiospermen haben eine sog. doppelte Befruchtung. Von den beiden im Pollenschlauch befindlichen Spermakernen verschmilzt einer mit der Eizelle zur Zygote. Der andere verschmilzt mit der sekundären Embryosackzelle zum triploiden Endospermkern.

(Tafelzeichnung) Bau der Samenanlage, Entwicklung des Embryosackes, Befruchtung



12-1 Lebenszyklus der Angiospermen

[http://en.wikipedia.org/wiki/Flowering\\_plant](http://en.wikipedia.org/wiki/Flowering_plant) | [http://en.wikipedia.org/wiki/File:Angiosperm\\_life\\_cycle\\_diagram.svg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Angiosperm_life_cycle_diagram.svg) | [http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e1/Angiosperm\\_life\\_cycle\\_diagram.svg](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e1/Angiosperm_life_cycle_diagram.svg) | By LadyofHats Mariana Ruiz [Public domain], via Wikimedia Commons

### 12.1.3 Der Same

Der fertige Same besteht aus Embryo, Nährgewebe und Samenschale (= Testa).

(Tafelzeichnung) Samen, Samenschale (= Testa), Perisperm, Endosperm, Embryo mit Speicherkotyledonen oder Speicherhypokotyl, Differenzierung der Fruchtknotenwand zur Fruchtwand

Als Nährgewebe können unterschiedliche Gewebe des Samens dienen. Das sog. primäre Endosperm kommt bei den Gymnospermen vor. Es entspricht dem Prothallium und ist ein schon vor der Befruchtung entstandenes, haploides Nährgewebe. Die Angiospermen besitzen demgegenüber ein erst nach der doppelten Befruchtung entstehendes, sekundäres Endosperm. Seine Zellen sind also triploid.

Bei einigen Pflanzen kann auch Nucellusgewebe als Nährgewebe differenziert sein. Ein solches Gewebe wird als Perisperm bezeichnet. Es kommt z.B. vor beim Pfeffer (*Piper nigrum*, Piperaceae).

Auch Teile des Embryos können der Speicherspeicherung dienen. So bilden z.B. die Fabaceae Speicherkotyledonen aus, und bei der Paranuss (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) entspricht das Speichergewebe dem Hypokotyl.

- Arachis hypogaea* (Erdnuss, Fabaceae); Embryo mit Speicherkotyledonen
- Bertholletia excelsa* (Paranuss, Lecythidaceae); Nuss

## 12.2 (Einzel-) Früchte

Einzel Früchte entstehen aus coenokarpen (verwachsenblättrigen) oder apokarp-unikarpellaten Gynoeceen.

### 12.2.1 Spring- und Streufrüchte

Öffnen sich die Früchte zur Reifezeit und werden allein die Samen ausgebreitet, so werden sie als Spring- oder Streufrüchte bezeichnet.

#### (a) Balg

Der Balg ist eine Einblatfrucht, die sich an der Karpell-Bauchnaht öffnet. Häufiger sind Bälge allerdings in Sammelfrüchten, nur in wenigen Fällen findet man sie auch einzeln, so z.B. beim Rittersporn (*Consolida regalis*, Ranunculaceae).

- Consolida regalis* (Feld-Rittersporn, Ranunculaceae); Frucht

#### (b) Hülse

Im Gegensatz zum Balg öffnet sich die Hülse an der Bauch- *und* der Rückennaht der Karpelle. Der deutsche Name "Hülsenfrüchtler" deutet auf diesen Fruchttyp bei den Fabaceae hin.

- Pisum sativum* (Erbse, Fabaceae); Hülse

### (c) Kapsel

Kapseln sind (meist trockene), sich öffnende Mehrblattfrüchte. Sie werden nach ihrer Öffnungsart benannt und eingeteilt.

#### - Spaltkapsel

Eine Spaltkapsel öffnet sich mit einem oder mehreren längs verlaufenden Öffnungslinien (= Dehiszenzlinien). Diese Öffnungslinien können sich an der Bauchseite der einzelnen Karpelle (= ventrizid), an der Rückenseite der Karpelle (= dorsizid, = fachspaltig), senkrecht zu vorhandenen Septen (= septifrag, = scheidewandbrüchig) oder "in" den Septen (= septizid, = scheidewandspaltig) befinden. Kombinationen dieser Öffnungsweisen sind möglich.

Eine rein ventrizide Öffnung der Karpelle kann nur bei solchen coenokarpen Fruchtknoten zu einer Samenausbreitung führen, deren Karpelle einen mehr oder weniger deutlichen apokarpen Abschnitt besitzen. Bei der Pimperness ( *Staphylea* ) ist dieser Bereich relativ kurz, beim Diptam ( *Dictamnus albus* ) sogar grösser als der basale, fertile, coenokarpe Teil.

- Staphylea*; Frucht
- Diptamnus albus*; Frucht

Die Öffnung wird als septizid bezeichnet, wenn die Längstrennung in den Septen bzw. bei coeno-parakarpen Fruchtknoten an den Verwachsungsnähten erfolgt (z.B. bei *Orchidaceae*). Bei ausschließlich septizider Trennung der Karpelle ergibt sich bei rein coenokarpen Früchten nur dann eine Öffnung, wenn diese wenigstens einen kleinen apikalen parakarpen Abschnitt besitzen (z.B. *Agrostemma githago*, *Caryophyllaceae*).

- Agrostemma githago*; Frucht
- Cerastium arvense* (Acker-Hornkraut, *Caryophyllaceae*); geschlossene Frucht
- Cerastium arvense* (Acker-Hornkraut, *Caryophyllaceae*); geöffnete Frucht

Funktionell am einfachsten, wenn auch phylogenetisch abgeleitet erfolgt die Öffnung der Karpelle lokulizid, also auf den Karpellaußenflächen (z.B. bei *Tulipa*).

Septifrage Kapseln haben eine Spaltung in den Septen quer zur Vereinigungsfläche der Karpelle. Eine Öffnung erfolgt nur in Verbindung mit einer Septizidie oder eine Lokulizidie. Septizid-septifrag sind die Kapseln der Herbstzeitlose ( *Colchicum autumnale*, *Colchicaceae* ), septifrag-lokulizid die von *Iris* oder *Aesculus*.

- Iris pseudacorus*; blühend
- Iris pseudacorus*; Frucht
- Iris foetidissima*; Frucht
- Colchicum autumnale* (Herbst-Zeitlose, *Colchicaceae*); geöffnete Frucht

#### - Fensterkapsel

Die Schote ist eine Sonderform der Kapsel. Hier lösen sich Teile der Karpellflächen von einem Rahmen (= Replum) aus den vereinigten Karpellrändern und ihren Plazenten. Man kann diese Fruchtform auch als Fensterkapsel bezeichnen.

- Capsella bursa-pastoris* (Hirtentäschel, Brassicaceae); Schötchen (= "Fensterkapsel")

#### - Porenkapsel

Bei der Porenkapsel wird keine ausgedehnte Dehizenslinie gebildet sondern nur einige begrenzte Poren (z.B. bei *Papaver*).

- Papaver* sp. (Mohn, Papaveraceae); Porenkapsel

#### - Deckelkapsel

Bei einer Deckelkapsel verläuft die Dehizenslinie auf dem Umfang und in sich selbst zurück (z.B. bei *Anagallis arvensis*, *Plantago*)

- Anagallis arvensis*; Deckelkapsel
- Plantago lanceolata*; Deckelkapsel

### 12.2.2 Schließfrüchte

Die Schließfrüchte entlassen die Samen nicht, sondern sie werden als Ganzes ausgebreitet. Die Fruchtwand (das Perikarp) kann unterschiedlich differenziert sein und zeigt im "typischen" Falle eine histologische Gliederung in Endo-, Meso- und Exokarp (innere, mittlere, äußere Fruchtwandschicht).

#### (a) Beeren

Bei der Beere ist das Perikarp vollständig fleischig-saftig.

Bei vielen Beeren ist die äußere Schicht allerdings lederig fest. Man bezeichnet solche Früchte dann als Panzerbeeren. Beispiele hierfür sind etwa Gurke, Kürbis, Apfelsine (und andere *Citrus*-Arten; die Frucht wird auch als Hesperidium bezeichnet) und die Banane (! aus unterständigem Gynoeceum).

- Capsicum annuum*; Beere
- Lycopersicon lycopersicum*; Beere
- Viscum album*; unterständige Beere
- Musa paradisiaca*; unterständige Beere

Eine Sonderform stellt die sog. „Apfelfrucht" dar. Sie geht aus einem halbunterständigen Gynoeceum hervor, bei welchem die Karpelle untereinander frei, aber an ihrer Dorsalseite mit der Blütenachse verwachsen sind. Das Fruchtfleisch des Apfels geht aus diesem Achsengewebe hervor, das die pergamentartigen balgähnlichen, sich aber nicht öffnenden Karpelle vollständig einschließt.

- Malus sylvestris*; Frucht [Rauh, W. 1950: 227]

### **(b) Steinfrüchte**

Die Steinfrüchte besitzen ein fleischiges (oder bei *Cocos nucifera* faseriges) Mesokarp und ein sklerifiziertes ("steiniges") Endokarp. Die Früchte besitzen üblicherweise einen einzelnen Samen (z.B. bei *Prunus*), beim Hollunder (*Sambucus nigra*, Caprifoliaceae) sind es dagegen mehrere Samen.

- Prunus* sp.; Steinfrucht
- Sambucus nigra*; Steinfrucht mit mehreren Samen
- Cocos nucifera*; Steinfrucht, Mesokarp faserig

### **(c) Nuss**

Bei den Nüssen schließlich ist das Perikarp vollständig sklerenchymatisch. Die Frucht enthält in der Regel einen einzigen Samen.

Bei einigen Pflanzenfamilien haben die "Nüsse" eine besondere Bezeichnung erhalten. Die aus einem oberständigen Gynoeceum gebildeten Früchte der Poaceae werden als Caryopse, die aus unterständigen Gynoeceen gebildeten Früchte der Asteraceae und Valerianaceae als Achäne bezeichnet. Es sei im Übrigen darauf hingewiesen, dass die "typische" Nuss der Haselnuss (*Corylus avellana*) ebenfalls unterständig ist.

- Corylus avellana*; Nuss
- Zea mays*; Früchte
- Taraxacum officinale*; Früchte

## **12.2.3 Zerfallfrüchte (Spalt- und Bruchfrüchte)**

Nussartigen Schließfrüchte können auch in einzelne Ausbreitungseinheiten (= Diasporen) zerfallen, die dann jeweils meist einen einzigen Samen enthalten.

### **(a) Spaltfrüchte**

Spaltfrüchte (z.B. von *Acer*, *Anthriscus* oder *Malva*) spalten sich an der Karpellnaht längs in einzelne Diasporen auf.

- Acer campestre*; Frucht
- Anthriscus sylvestris*; Frucht
- Malva* sp.; Frucht

### **(b) Bruchfrüchte**

Die Bruchfrüchte brechen dagegen quer in einzelne einsamige Diasporen.

- Hedysarum hedysaroides* (Alpen-Süßklee, Fabaceae); Frucht

## **12.3 Sammelfrüchte**

Sammelfrüchte entwickeln sich aus apokarpen Gynoeceum mit mehreren Karpellen. Die Perikarpdifferenzierung entspricht der der Einzelfrüchte.

Bei den Sammelbalgfrüchten sind die einzelnen Teilfrüchte als Balg ausgebildet.

- Caltha palustris*; Sammelbalg

Die Sammelnussfrucht besteht aus einzelnen "Nüsschen". Diese sitzen bei der Erdbeere (*Fragaria vesca*) einem fleischigen Blütenboden auf. Bei der Rose sind die einzelnen Früchte urnenförmig von Achsengewebe umhüllt.

- Fragaria vesca*; Sammelnussfrucht
- Rosa* sp.; Hagebutte aufgeschnitten

Sammelsteinfrüchte bestehen aus einzelnen Steinfrüchten.

- Rubus idaeus* (Himbeere, Rosaceae); Sammelsteinfrucht

## 12.4 Fruchtstand

Die Früchte eines Blütenstandes bilden eine Einheit. Sie werden als Ganzes ausgebreitet.

Bei der Ananas (*Ananas comosum*, Bromeliaceae) handelt es sich um einen "Beerenfruchtstand" mit unterständigen Gynoeceen. Achse und Brakteen (Deckblätter) sind in die Bildung des fleischigen Gewebes mit einbezogen.

- Ananas comosum*; Beerenfruchtstand [Rauh 1950: 229]

Bei der Feige (*Ficus carica*, Moraceae) ist die Blütenstandsachse urnenförmig gestaltet, die einzelnen Früchte entwickeln sich zu Steinfrüchten.

- Ficus carica*; Steinfruchtstand

Bei der Maulbeere (*Morus* sp. Moraceae) werden die in zwei zweizähligen Wirteln angeordneten Perigonblätter (Blütenhüllblätter) zur Fruchtzeit fleischig und umgeben die einzelnen Steinfrüchte. Die Früchte eines Blütenstandes bleiben zusammen.

- Morus* sp. (Moraceae); Steinfruchtstand



## 13 Index

### A

- Abschlussgewebe ..... 3-7  
Acacia ..... 4-6  
Acer ..... 5-6, 12-6  
Acer  
    pseudoplatanus ..... 3-28  
    striatum ..... 3-11  
Achaene ..... 12-6  
    Früchte ..... 12-6  
Achras  
    zapota ..... 3-18  
Ackerkratzdiestel ..... 2-7  
Acorus  
    calamus ..... 3-25  
Adelphien ..... 11-5, 11-7  
Adventivsprosse ..... 2-8  
Aerenchym ..... 3-11, 7-11  
Aesculus ..... 12-4  
Aesculus  
    hippocastanum ..... 4-2, 11-2  
Agave  
    americana ..... 3-9  
    sisalana ..... 5-10  
Agrostemma  
    githago ..... 11-9, 12-4  
Akrotonie ..... 2-8  
Aktinomorphie ..... 11-2  
Albuminzellen ..... 3-22  
Allium ..... 3-18, 5-9, 7-8  
    sativum ..... 2-7  
Allium  
    ursinum ..... 5-9  
Alpenveilchen ..... 2-5  
Alternanzregel ..... 4-4  
Amborellaceae ..... 3-27  
amphistomatisch ..... 5-6  
Amphitonie ..... 2-8  
Anacardiaceae ..... 3-17  
Anagallis  
    arvensis ..... 11-9, 12-5  
Ananas ..... 12-7  
Ananas  
    comosum ..... 12-7  
Androeceum ..... 11-5  
Anemone  
    nemorosa ..... 11-3  
Aneurophytales ..... 1-3  
Anisophyllie ..... 4-3  
Annulare Kollenchym ..... 3-12  
Anomospermum ..... 3-41  
Anthere ..... 12-1  
Anthriscus ..... 12-6  
Apfel Frucht ..... 12-5  
Apfelsine ..... 12-5  
Apiaceae ..... 3-17  
Apikalmeristeme  
    Wurzel ..... 7-7  
Apium  
    graveolens var. rapaceum ..... 2-4  
Apocynaceae ..... 3-18, 3-19  
Äquidistanzregel ..... 4-4  
Araceae ..... 3-16  
Arachis  
    hypogaea ..... 3-6  
Araliaceae ..... 3-17  
Archaeopteridales ..... 1-3  
Archespor ..... 12-1  
Ardisia ..... 3-16  
Arecaceae ..... 7-8, 7-11  
Argemone ..... 3-18  
Aristolochia ..... 3-14, 3-37  
Aristolochia  
    sipho ..... 3-15  
Aristolochia ..... 3-25  
Armeria  
    maritima ..... 5-6  
Arum ..... 5-11  
ascidiat ..... 11-7  
Ascidiat Blätter ..... 4-3  
Asclepiadaceae ..... 3-18  
Asclepias ..... 3-18  
Assamkautschuk ..... 3-18  
Assimilationsparenchym ..... 3-11  
Aster ..... 4-5  
Asteraceae ..... 3-17, 11-4, 12-6  
Asteroxylales ..... 1-2  
Asteroxylon ..... 1-1  
Astragalus  
    sempervirens ..... 4-6  
Astrosklereiden ..... 5-10  
Ätherische Öle ..... 3-16  
Ausscheidung

eccrin .....	3-16
granulocrin .....	3-16
holocrin .....	3-16
Aussenkelch .....	11-4
axilläre Verzweigung .....	2-6
Azolla .....	7-7

## B

Balg .....	12-3
Balsaholz .....	3-28
Banane .....	2-7, 12-5
Bärlapp .....	11-1
Basitonie .....	2-8
Bast .....	3-35
Angiospermen .....	3-37
Gymnospermen .....	3-36
Bastfasern .....	3-37
Bäumchenhaare .....	5-7
Beere .....	12-5
Befruchtung	
doppelte .....	12-2
Begonia	
hispidia var. cucullifera .....	2-8
Beiknospen .....	2-7
kollateral .....	2-7
serial absteigend .....	2-7
Beiknospen	
serial aufsteigend .....	2-7
Beispresse .....	2-7
Berberis .....	3-39
vulgaris .....	4-6
Bergflachs .....	2-6
Bertholletia	
excelsa .....	12-3
Bestäubung .....	12-1
Beta	
vulgaris var. conditiva .....	2-5
Beta	
vulgaris .....	3-41
Betula .....	3-40
Bignoniaceae .....	3-40
Bindebast .....	5-11
Blatt	
ascidiat .....	4-3, 5-3, 11-7
Blattform .....	4-2
Blattgrund .....	4-1
digitat .....	4-2
fussförmig .....	4-2

gefiedert .....	4-2
gefingert .....	4-2
Gliederung .....	4-1
Oberblatt/Unterblatt .....	4-1
pedat .....	4-2
peltat .....	4-3, 5-3
pinnat .....	4-2
Stipeln .....	4-1
Blattanatomie	
äquifacial .....	5-9
bifacial .....	5-9
invers bifacial .....	5-9
Blattdornen .....	4-6
Blattfolge .....	4-1
Blattgrund .....	4-1
Blattkontaktdistanz .....	3-24
Blattrandmeristem .....	5-1
Blattranken .....	4-5
Blattscheiden .....	5-1
Blattstellung .....	4-4
dekussiert .....	4-4
Divergenzwinkel .....	4-5
gegenständig .....	4-4
Limitdivergenzwinkel .....	4-5
wechselständig .....	4-4
wirtelig .....	4-4
Blüte	
achlamydeisch .....	11-5
aktinomorph .....	11-2
azyklisch .....	11-1
Blütenbau .....	11-1
choripetal .....	11-5
chorisepal .....	11-4
diplostemon .....	11-6
disymmetrisch .....	11-2
dorsiventral .....	11-2
epigyn .....	11-9
Fruchtknoten .....	11-8
gamosepal .....	11-4
Gynoeceum .....	11-7
haplostemon .....	11-6
hemizyklisch .....	11-1
homoioclamydeisch .....	11-3
Hülle .....	11-3
hypogyn .....	11-9
monosymmetrisch .....	11-2
obdiplostemon .....	11-6
Organstellung .....	11-1
Organzahl .....	11-2

perigyn .....	11-9
primär polyandrisch.....	11-6
radiärsymmetrisch.....	11-2
sekundär polyandrisch .....	11-6
strahlig .....	11-2
Symmetrie.....	11-2
sympetal .....	11-5
zygomorph .....	11-2
zyklisch .....	11-1
Blütenhülle .....	11-3
Bocksbart .....	5-11
Boehmeria	
nivea .....	3-14
Boerhavia	
diffusa .....	3-41
Bombacaceae .....	11-7
Bongossi .....	3-28
Borke.....	3-39
Boronia.....	5-10
Boswellia	
sacra .....	3-16
Brachysklereiden.....	3-15
Brassica	
napus var. napobrassica.....	2-4
oleracea convar. acephala var.	
gongyloides .....	2-4
Breiapfel .....	3-18
Brennessel .....	5-8
Brennhaare .....	5-8
Bromeliaceae .....	11-3
Bruchfrüchte .....	12-6
Brückenbündel .....	3-24
Brutblatt.....	2-8
Bryophyllum	
sp. ....	2-8
Buche .....	5-6
Bunium	
bulbocastanum.....	2-5

## C

Cactaceae .....	3-6, 3-10
Callose	
definitive.....	3-37
Caltha	
palustris .....	5-1, 5-4
Calyptra .....	7-9
Calystegia	
sepium .....	11-4

Calyx .....	11-3
Camellia	
sinensis .....	8-3
Campanulaceae .....	3-18
Cannabinaceae .....	3-19
Cannabis .....	3-19
Cannabis	
sativa.....	3-13
Cannaceae .....	11-2
Carex.....	3-14
Carica	
papaya .....	3-17, 3-18
Caricaceae .....	3-18
Carnaubapalme.....	3-10
Carpinus	
betulus .....	5-2
Caryophyllaceae.....	11-6
Caryophyllales.....	11-9
Caryopse .....	12-6
Casparyschen Streifen .....	7-12
Casparyscher Streifen .....	7-11
Centrospermae.....	11-9
Cerakautschuk .....	3-18
Chaerophyllum	
bulbosum .....	2-5
Chamaedorea.....	5-3
Chamaerops	
humilis.....	5-10
Chelidonium .....	3-18
Chemische Röste .....	3-15
Chloranthaceae .....	3-27
Chlorenchym .....	3-11
Chlorenchyms .....	7-11
Choripetalie .....	11-5
Chrysalidocarpus.....	5-3
Cichorium .....	3-18
Circaeaster .....	5-11
Circumnutation .....	2-5
Cirsium	
arvense .....	2-7
Cistrose .....	3-8
Cistus	
monspeliensis .....	3-8
Citrus.....	3-16, 3-17, 12-5
Clematis .....	3-40
Colchicum	
autumnale .....	12-4
Coleus	
blumei .....	3-12

Collenchym .....	7-12
Columniferen .....	11-7
Commelinaceae .....	11-3
Consolida	
regalis .....	12-3
Convolvulaceae .....	3-18
Convolvulus .....	3-18
Copernicia	
cerifera .....	3-10
Corchorus	
capsularis .....	3-14
Cornales .....	11-5
Corolla .....	11-3, 11-4
Corylus .....	4-5
sp. ....	2-8
Corylus	
avellana .....	12-6
Crassulaceae .....	11-6
Cryptostegia .....	3-18
Cucurbita .....	3-22
pepo .....	3-12
Cuticula .....	3-9
Cuticularmembran .....	3-9
Cuticularschicht .....	3-9
Cycadatae .....	1-3
Cycas	
revoluta .....	3-27
Cyclamen	
persica .....	2-5
Cylyptrogen .....	7-8
Cyperaceae .....	7-11, 7-14

## D

Daucus	
carota .....	7-14
Deckelkapsel .....	12-5
Dédoublement .....	11-6
Dekkanhanf-Pflanze .....	3-14
Dendrochronologie .....	3-25
Dermatocalyptrogen .....	7-8
Dicentra	
spectabilis .....	11-2
Dichandra .....	3-18
Dichotome Verzweigung	
anisotom .....	2-6
isotom .....	2-6
Dictamnus	
albus .....	12-4

Die .....	3-22
Diospyros .....	3-32
Dipsacus	
fullonum .....	5-1
Diptam .....	12-4
Divergenzwinkel .....	4-5
Dorsiventralität .....	11-2
Doxantha	
unguis-cati .....	3-40
Durchlasszellen .....	7-12

## E

Ebenales .....	11-5
Eckenkollenchym .....	3-12
Efeu .....	3-12
Eichhornia .....	7-14
Ektodesmen .....	3-9
Elaeagnaceae .....	5-7
Elaeagnus .....	5-7
Elementarprozesse .....	1-2
Embryo .....	12-3
Embryosack .....	12-1
Emergenz .....	1-1
Emergenzen .....	3-8, 5-8
Enationstheorie .....	1-1
Encephalartos .....	3-27
endarch .....	3-20
Endodermis .....	7-12
Primär .....	7-12
Sekundär .....	7-12
Tertiär .....	7-12
Endosperm	
Primäre .....	12-3
Sekundäre .....	12-3
Endospermkern .....	12-2
Ephedra .....	1-3
Epidermis .....	3-7
"typische" Zelle .....	3-8
Interzellularen .....	3-9
Lebensdauer .....	3-10
von Früchten .....	3-11
Epidermis	
Dilatationswachstum .....	3-10
Epidermiszellen .....	3-8
Epipeltation .....	5-3
epistomatisch .....	5-6
Epitonie .....	2-8
Equisetatae .....	1-2

Equisetum .....	11-1
Eranthis	
hiemalis.....	2-5
Erdbeere .....	11-4, 12-7
Erdnuss .....	3-6
Ericales .....	11-5
Erstarkung.....	3-6
negative .....	3-7
Esche .....	11-5
Eschscholzia	
californica.....	11-4
Eucalyptus.....	3-16, 11-4
sp. ....	8-5
Euonymus	
europaeus.....	3-39
Euphorbia.....	3-17, 3-18
Euphorbiaceae .....	3-18, 4-6, 11-7
exarch .....	3-20
Exkretabscheidung	
intracellulär .....	3-16
Exkretausscheidung	
intracellulär .....	3-16
Exkretion .....	3-15
Exkreträume	
lysigen.....	3-16
Extraxyläre .....	3-13

## F

Fabaceae .....	3-16, 11-7
Fadensklereiden.....	5-10
Fagus	
sylvatica .....	2-8
Fagus	
sylvatica .....	5-6
Faserbanane .....	5-10
Faserbündel .....	3-24
Fasern .....	3-13, 3-20, 7-11
Blatt.....	5-10
septiert .....	3-28
Fasersklereiden.....	3-15
Feige .....	12-7
Fenchel .....	3-12
Fensterkapsel.....	12-4
Festigungsgewebe	
primär.....	3-12
Feuerbohne.....	2-5
Fibonacci-Reihe .....	4-5
Ficus.....	3-18

elastica.....	3-18
Ficus	
carica .....	3-17
Ficus	
carica .....	12-7
Fiederbildung	
acropetal .....	5-3
basipetal.....	5-3
divergent .....	5-3
Fiederblätter .....	4-2
Filamentröhren .....	11-7
Filicatae .....	1-2
Flachs.....	3-14, 3-15
Flankenmeristem.....	5-1
Flaschenkork .....	3-39
Flügelnuss .....	2-7
Foeniculum	
officinale.....	3-12
Folgeblättern .....	4-2
Folgeperiderm .....	3-39
Folium.....	4-1
Fragaria	
vesca.....	11-4, 12-7
Fraxinus	
excelsior.....	2-8
Fraxinus.....	11-5
Frucht .....	12-1, 12-3
Früchte	
Balg.....	12-3
Beere .....	12-5
Bruchfrüchte.....	12-6
Caryopse.....	12-6
Einzelfrüchte .....	12-3
Hülse.....	12-3
Kapseln .....	12-4
Nüsse.....	12-6
Sammelfrüchte .....	12-6
Schliessfrüchte.....	12-5
Spalt- und Bruchfrüchte .....	12-6
Spaltfrüchte.....	12-6
Spring- und Streufrüchte .....	12-3
Steinfrüchte.....	12-6
Zerfallfrüchte .....	12-6
Fruchtstand .....	12-7
Fruchstiele.....	3-6
Fumaria .....	11-2

## G

Gametophyt	
männlich .....	12-1
weiblich .....	12-1
Gamopyllie .....	5-1
Gefingerte Blätter .....	4-2
Geissklee .....	2-6
Geleitzellen .....	3-21
Geranium	
pratense .....	11-2
Geum	
urbanum .....	11-1
Ginkgo	
biloba .....	5-11
Ginkgoatae .....	1-3
Gloriosa	
rothschildiana .....	4-5
Gnetatae .....	1-3
Gnetum .....	1-3, 3-27
Grundgewebe .....	3-7
Grundgewebesystemen .....	3-7
Gummi .....	3-17
Guttapercha .....	3-18
Guttation .....	3-16
Gymnospermen .....	1-3
Gynoeceum .....	11-7
apokarp .....	11-7
coenokarp .....	11-7
coeno-parakarp .....	11-8
coeno-synkarp .....	11-8
halbunterständig .....	11-9
mittelständig .....	11-9
oberständig .....	11-9
unterständig .....	11-9

## H

Haare .....	5-7
2-5armig .....	5-7
Bäumchenhaare .....	5-7
einfach .....	5-7
Schuppenhaare .....	5-7
Sternhaare .....	5-7
hadrozentrisch .....	3-23
Haematoxylon	
campechianum .....	3-31
Hainbuche .....	5-2
Hakea .....	5-9

Hanf .....	3-13
Harzkanäle .....	3-17, 3-36
Haselnuss .....	12-6
Heckenkirsche .....	2-7
Hedera	
helix .....	3-12
Helianthus .....	3-26
Helleborus	
foetidus .....	4-2
Heparica	
nobilis .....	4-3
Herbstzeitlose .....	12-4
Heterophyllie .....	4-3
Hevea	
brasiliensis .....	3-18
Hibiscus	
cannabinus .....	3-14
Hippuris	
vulgaris .....	3-11, 4-4
Hollunder .....	12-6
Holz .....	3-36
Holzkörper	
gelappt .....	3-40
umkleidet .....	3-41
unterbrochen .....	3-40
zusammengesetzt .....	3-41
Hopfen .....	2-6
Hopfen .....	5-1
Hottuynia	
cordata .....	5-4
Hoya	
carnosa .....	2-5
Hülse .....	12-3
Humulus	
lupulus .....	2-6
Humulus	
lupulus .....	5-1
Humulus	
lupulus .....	5-7
Hydrocharis .....	7-8, 7-14
Hypericaceae .....	3-16, 11-6
Hypokotylknolle .....	2-5
hypostomatisch .....	5-6
Hypotonie .....	2-8

## I

Initialperiderm .....	3-38
Interkalare Meristeme .....	3-5

Internodiale Streckung .....	3-7
Interpetiolarstipeln .....	5-1
Interpositionswachstum .....	3-7
intrusives Wachstum .....	3-28
Intrusives Wachstum .....	3-13
Ipomoea .....	3-18
Iris .....	4-5
Iris	
pseudacorus .....	11-3
Iris .....	12-4

## J

Juglans	
regia .....	2-6, 2-7
Juncaceae .....	7-14
Juncus .....	3-11
Juniperus	
communis .....	4-4
Jute .....	3-14, 3-15

## K

Kalanchoe	
sp. ....	2-8
Kalkdrüsen .....	5-6
Kalyptrakelch .....	11-4
Kambium .....	3-25
dipleurisch .....	3-25
Entstehung in der Achse .....	3-25
fasciculär .....	3-25
interfasciculär .....	3-25
Wurzel .....	7-14
Kambium	
monopleurisch .....	3-38
Kantenkollenchym .....	3-12
Kapsel	
Deckelkapsel .....	12-5
Porenkapsel .....	12-5
Spaltkapsel .....	12-4
Kapseln .....	12-4
Kapuzinerkresse .....	5-6
Karpophor .....	3-6
Kaspel	
Fensterkapsel .....	12-4
Kataphylle .....	4-2
Keimblätter .....	4-1
Kelch .....	11-3
Kalyptrakelch .....	11-4

persistierend .....	11-4
Kernholz .....	3-31
Kernholzbäume .....	3-31
Kernreihholzbäume .....	3-32
Kingdonia .....	5-11
Kleine Sauerampfer .....	2-7
Klopstockia	
cerifera .....	3-10
Knoblauch .....	2-7
Knollenkerbel .....	2-5
Knollensellerie .....	2-4
Knospenschuppen .....	4-2
Kohlrabi .....	2-4, 3-6
Kohlrübe .....	2-4
kollaterale Beiknospen .....	2-7
Kollenchym .....	3-12
Blatt .....	5-9
Verteilung .....	3-12
Konkauleszenz .....	2-6
Kork .....	3-38
Korkleisten .....	3-39
Kormus .....	1-1
Kotyledonen .....	4-1
Krone .....	11-3, 11-4

## L

Lactuca .....	3-18
Lactuca	
serriola .....	3-19
Lamina .....	4-1, 11-5
Lateralmeristem .....	3-25
Laterotonie .....	2-8
Lathyrus	
aphaca .....	4-5
pratensis .....	4-5
Laubblätter .....	4-2
Leberblümchen .....	4-3
Leimkraut .....	11-4
Lein .....	3-15
Leitbündel	
bikollateral .....	3-22
kollateral .....	3-22
konzentrisch mit Innenphloem .....	3-22
konzentrisch mit Innenxylem .....	3-22
radial .....	3-23
Leitbündelsystem	
dizyklisch .....	3-24
Leitgewebe .....	3-7

Lemna .....	7-8
Lemna .....	7-14
Lenticellen .....	3-39
Leopoldinia	
piassaba .....	5-10
Leptom .....	3-21
leptozentrisch .....	3-22
Libriformfasern .....	3-28
Ligula .....	5-4, 11-5
Liliaceae .....	3-7, 3-18
Limitdivergenzwinkel .....	4-5
Linum .....	3-26
Linum	
inum usitatissimum .....	3-14
Lobeliaceae .....	3-18
Lonicera .....	3-40
periclymenum .....	2-6
xylosteum .....	2-7
Lophira	
procera .....	3-28
Lückenkollenchym .....	3-12
Luzerne .....	3-12
Lycopodiatae .....	1-2
Lycopodium	
clavatum .....	11-1
Lyginopteridatae .....	1-3
Lysimachia .....	3-16

## M

Maclura .....	3-18
Macrophyll .....	4-1
Magnolia .....	11-1
Magnoliaceae .....	11-6
Malva .....	12-6
Malvaceae .....	11-7
Mangifera	
indica .....	3-17
Mango .....	3-17
Manihot	
glaziovii .....	3-18
Manilahanf .....	5-10
Maulbeere .....	12-7
Medianstipel .....	5-4
Medicago	
sativa .....	3-12
Megasporangium .....	12-1
Melandrium	
rubrum .....	11-5

Melastomataceae .....	5-10
Meristeme	
interkalar .....	3-7
Meristemfraktionierung .....	5-1
Meristemfusion .....	5-1, 5-3
Meristeminkorporation .....	5-1, 5-3
mesarch .....	3-20
Mesotonie .....	2-8
Metaphloem .....	3-19
Metatopie .....	2-6
konkauleszent .....	2-6
rekauleszent .....	2-6
Metaxylem .....	3-19, 3-20
Microphyll .....	4-1
Mikrophylle .....	1-2
Mikrosporangium .....	12-1
Milchröhren .....	3-16, 3-17
gegliedert .....	3-17
ungegliedert .....	3-18
Milchsaft .....	3-17
Monocotyledonenleitbündel .....	3-25
Monotropa .....	5-6
Monstera .....	5-3
Moraceae .....	3-18
Morus .....	12-7
Mouriria .....	5-10
Musa .....	3-18
x paradisiaca .....	2-7
Musa	
textilis .....	5-10
Musaceae .....	3-18, 7-8
Myoporaceae .....	3-16
Myosurus	
minimus .....	11-1
Myrsine .....	3-16
Myrtaceae .....	3-16, 11-6

## N

Nachbarzellen .....	5-4
Nagel .....	11-5
Narcissus .....	11-6
Nebenblattdornen .....	4-6
Nebenblätter .....	4-1
Nebenkrone .....	11-5, 11-6
Nebenzellen .....	5-4
Nektar .....	3-16
Nelumbo .....	3-17
Neottia .....	5-6

Nerium	
oleander.....	3-18, 3-19, 3-38
Nervatur des Blattes	
geschlossen.....	5-11
offen.....	5-11
Nessel.....	3-15
netznervig.....	5-11
Neuseeländer Flachs.....	5-10
Nicotiana.....	3-26
Niederblätter.....	4-2
Niederwaldwirtschaft.....	2-8
Nucellus.....	12-1
Nuphar.....	5-10
Nuphar	
advena.....	3-6
Nuss.....	12-6
Nyctaginaceae.....	3-41
Nymphaea.....	7-11
sp.....	3-11

## O

Oberblatt.....	4-1
Ochreae.....	5-4
Ochroma	
bicolor.....	3-28
Ölbeutel.....	3-16
Olea	
europaea.....	5-10
Oleaceae.....	11-5
Oligomerisierung.....	11-1
Ölweide.....	5-7
Orchidaceae.....	5-11, 7-11
Orthostichen.....	4-4
orthotrop.....	2-8
Osteosklereiden.....	5-9

## P

Palaquium.....	3-18
Palisadenparenchym.....	5-8, 5-9
Palmetta.....	3-37
Pandanus.....	7-9
Panzerbeeren.....	12-5
<i>Papaver</i> .....	3-17, 3-18, 12-5
Papaveraceae.....	3-18
Papillen.....	5-7
Pappus.....	11-4
Paracorolla.....	11-5

Parakautschuk.....	3-18
parallelnervig.....	5-11
Paranuss.....	12-3
Parastichen.....	4-5
Paris	
quadrifolia.....	11-3
Parthenium	
argenteum.....	3-17
Passiflora	
glandulosa.....	3-40
Passifloraceae.....	3-40
Pelargonium.....	3-14
Peltate Blätter.....	4-3
Peltation.....	11-7
Perianth.....	11-3
doppelt.....	11-3
einfach.....	11-3
Periblemodermatogen.....	7-8
Periblemogen.....	7-8
Periderm.....	3-38
Initial-.....	3-38
Periderme	
Folge-.....	3-39
Perigon.....	11-3
choritopal.....	11-3
heterotepal.....	11-3
syntepal.....	11-3
Perigonsaum.....	11-3
Peripheren Zone.....	7-8
Perisperm.....	12-3
Perivascularfasern.....	3-13
Perizykel.....	7-13
Petalen.....	11-4
Petalenkalyptra.....	11-4
Petiolus.....	4-1
Pfeffer.....	12-3
Phaseolus	
coccinea.....	2-5
Phellem.....	3-38
Phellem.....	3-38
Phelloderm.....	3-38
Phelloderm.....	3-38
Phellogen.....	3-38
Phellogen.....	3-38
Philodendron.....	7-9
Phleum.....	7-9
Phloem	
"nichtleitend".....	3-37
Phloem.....	3-21



Rhaphanus	
sativus var. radicola .....	2-5
Rhaphia	
ruffia .....	5-11
Rhaphia	
forinifera .....	5-11
Rhaphidophora .....	5-10
Rhizinus .....	3-26
Rhizodermis .....	3-7, 7-9
Rhynia .....	1-1, 1-2
Rhyniales .....	1-2
Rhytidom .....	3-39
Ribes .....	3-38, 3-39
Ricinus .....	3-26, 5-9
Ricinus	
communis .....	4-1
Ricinus .....	11-7
Rinde	
sekundäre .....	3-35
Ringelborke .....	3-40
Rittersporn .....	12-3
Robinia	
pseudacacia .....	2-7
Robinia	
pseudacacia .....	3-37
Robinia .....	4-6
Robinie .....	2-7
Roggen .....	7-10
Rosa .....	4-5, 5-8
sp. ....	2-8
Rote Beete .....	2-5
Rotte .....	3-15
Roystonea .....	3-37
Rubus	
sp. ....	2-8
Ruhezone .....	7-8
Rumex	
acetosella .....	2-8
Ruta	
graveolens .....	3-17
Rutaceae .....	3-16
<b>S</b>	
Salvinia	
natans .....	4-3
Sambucus	
nigra .....	12-6
Sambucus	
nigra .....	3-12
Same .....	12-3
Nährgewebe .....	12-3
Samenanlage .....	12-1
Samenschale .....	12-3
Sammelbalgfrucht .....	12-7
Sammelfrüchte .....	12-6
Sammelnussfrucht .....	12-7
Sammelsteinfrucht .....	12-7
Sapotaceae .....	3-18
Sassafras	
officinale .....	3-10
Saxifragaceae .....	11-6
Schachtelhalm .....	11-1
Scharzer Hollunder .....	3-12
Scheitelmeristem .....	2-6
Scheitelzelle .....	7-7
Scheuchzeria	
palustris .....	11-3
Schimper-Braun'sche Hauptreihe .....	4-5
Schliessfrüchte .....	12-5
Schuppenborke .....	3-39
Schuppenhaare .....	5-7
Schwammparenchym .....	5-8, 5-9
Schwammparenchyms .....	5-8
Scorzonera .....	3-18
tau-saghyz .....	3-18
Secale	
cereale .....	7-10
Securidace .....	3-41
Sedum .....	5-6
Seitensprossbildung	
Förderung .....	2-8
Seitenwurzeln .....	7-14
seitliche Verzweigung .....	2-6
Sekretidioblasten .....	3-19
Sekretionseinrichtungen	
externe .....	3-8
Sekreträume	
lysigen .....	3-16, 3-17
schizogen .....	3-16
Schizogen .....	3-16
schizolysigen .....	3-16, 3-17
Sekundärskulptur .....	3-10
Sekundärwand .....	3-13
Sekundärwandverdickung	
annular .....	3-20
helicoid .....	3-20
reticulat .....	3-20

Selaginella.....	4-3	Stomata.....	3-8
Sempervivum.....	4-5	Dichte.....	5-6
Sepalen.....	11-4	Funktionstypen.....	5-4
septierte Fasern.....	3-28	haplocheil.....	5-6
serial absteigende Beiknospen.....	2-7	mesogen.....	5-6
Serial aufsteigende Beiknospen.....	2-7	mesoperigen.....	5-6
Serjana.....	3-41	morphologischen Typen.....	5-5
Siebelemente.....	3-21	ontogenetische Typen.....	5-6
Siebfelder.....	3-21	perigen.....	5-6
Siebplatten.....	3-21	syndetocheil.....	5-6
einfach.....	3-21	Stomaverteilung.....	
zusammengesetzt.....	3-21	amphistomatisch.....	5-6
Siebporen.....	3-21	epistomatisch.....	5-6
Siebröhren.....		hypostomatisch.....	5-6
Lebensdauer.....	3-37	Strasburgerzellen.....	3-22, 3-36
Siebteil.....	3-21	Streckung.....	
Silene.....		internodial.....	3-7
vulgaris.....	11-4	Streifenborke.....	3-40
Sisalagave.....	5-10	Suberin.....	3-38
Sisalhanf.....	5-10	Swietania.....	
Sklereiden.....	3-15, 7-11	mahagoni.....	3-32
Blatt.....	5-9	Sympetalae.....	
Brachysklereiden.....	3-15	pentacyclicae.....	11-5
Sklerenchym.....	3-13	tetracyclicae.....	11-5
Wurzel.....	7-11	Sympetalie.....	11-5
Smilax.....	5-11	Symplastisches Wachstum.....	3-7
Solanum.....		Syringa.....	3-26
dulcamara.....	3-38		
Spalt- und Bruchfrüchte.....	12-6	<b>T</b>	
Spaltfrüchte.....	12-6	Tacca.....	5-11
Spaltöffnungsapparat.....	5-4	Tamarix.....	3-27
Speicherkotyledonen.....	12-3	Taraxacum.....	3-18
Speicherparenchym.....	3-11	kok-saghyz.....	3-18
Splintholz.....	3-31	Taxodiaceae.....	3-27
Splintholzbäume.....	3-32	Tectona.....	
Sprossrübe.....	2-4	grandis.....	3-31, 3-32
Sprossscheitelmeristem.....	5-1	Tee.....	8-3
Stamina.....	11-5	Tegmente.....	4-2
Staphylaea.....	12-4	Teichrose.....	3-6
Staubblätter.....	11-5	Telomtheorie.....	1-2
Bau.....	11-5	Tepalen.....	11-3
Fusionen.....	11-5	Tertiärskulptur.....	3-10
Steinrüchte.....	12-6	Testa.....	12-3
Steinzellen.....	3-14, 3-15	Tetracentraceae.....	3-27
Sterculiaceae.....	11-7	Tetracentron.....	3-27
Sternhaare.....	5-7	Tevorium.....	3-27
Stipeln.....	4-1	Thesium.....	
Stipulardomen.....	4-6	alpinum.....	2-6
Stockausschlag.....	2-8		

bavarum.....	2-6
Thuja.....	5-9
Thyllen.....	3-31
im Bast.....	3-37
Tiefenperiderm.....	3-39
<i>Tilia</i> .....	3-37
<i>cordata</i> .....	3-37
Torus.....	3-27
Tracheen.....	3-20
Tracheenglieder.....	3-20, 3-29
Ontogenie.....	3-29
Tracheentüpfelung	
alternierend.....	3-20
opponiert.....	3-20
reticulat.....	3-20
scalariform.....	3-20
Tracheiden.....	3-19
Länge.....	3-7
Tüpfelung.....	3-27
Tracheophyten.....	3-19
Tragopogon.....	5-11
Trapa.....	7-13
Trichome.....	3-8
Trimerophytales.....	1-2
Trochodendraceae.....	3-27
Trochodendron.....	5-10
Trochodendron.....	3-27
Tropaeolum	
<i>majus</i> .....	4-3, 5-3, 5-6
Tulipa.....	12-4
Tulpe.....	11-3
Tüpfelung	
alternierend.....	3-27
circular.....	3-27
scalariform.....	3-27

## U

Unguis.....	11-5
unifacial.....	5-9
Unterblatt.....	4-1
Urtica.....	3-19
Urtica	
<i>dioica</i> .....	3-15
Urtica	
<i>dioica</i> .....	5-8
Urticaceae.....	3-19

## V

Valerianaceae.....	11-4, 12-6
vegetativen Vermehrung.....	2-8
Verbascum.....	5-8
Vermehrung	
vegetativ.....	2-8
Veronica.....	3-26
Verzweigung	
axillär.....	2-6
dichotom.....	2-6
seitlich.....	2-6
Verzweigung	
dichotom.....	2-6
Vicia	
<i>faba</i> .....	4-1, 4-2
Vinca.....	3-19
Viola	
<i>tricolor</i> .....	11-2
Vitis.....	3-40
Vitis.....	3-25
<i>vinifera</i> .....	3-37, 3-38
Vorblätter.....	4-2
addossiert.....	4-2
transversal.....	4-2

## W

Wachse	
epicuticulär.....	3-10
Wachstumsverschiebung.....	2-6
Walnuss.....	2-6, 2-7
Wasserröste.....	3-15
Wegerich.....	5-11
Weihrauch.....	3-16
Weinraute.....	3-17
Welwitschia.....	1-3, 3-27
Windepflanzen	
linkswindend.....	2-5
rechtswindend.....	2-6
Windesprosse.....	2-5
Winteraceae.....	3-27
Winterkallose.....	3-37
Winterling.....	2-5
Wirtel	
anisomer.....	11-2
isomer.....	11-2
pentamer.....	11-2
trimer.....	11-2

Wurzel	
Leitgewebe .....	7-13
Primäres Wachstum .....	7-9
Sekundäres Gewebe .....	7-14
Wurzelhaare .....	7-10
Wurzelscheitel	
geschlossen .....	7-7
offen .....	7-8
Wurzelsprosse .....	2-7

## X

Xylem .....	3-19
Xylemdifferenzierung	
endarch .....	3-20
exarch .....	3-20
mesarch .....	3-20
Xylemfasern .....	3-13
Xylemparenchym .....	3-20

## Y

Yucca .....	3-6
-------------	-----

## Z

Zamioculcas	
zamiifolia .....	5-3
Zaunwinde .....	11-4
Zea .....	7-9
mays .....	3-6
Zea	
mays .....	5-6
Zea	
mays .....	5-10
Zentralplazenta .....	11-9
Zingiberaceae .....	3-16
Zosterophylales .....	1-2
Zusatzsprosse .....	2-7
Zygomorphie .....	11-2
schräg .....	11-2
transversal .....	11-2
Zyklisierung .....	11-1